

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

E.A.P. DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Especies de *Megalobulimus* (Mollusca,
Megalobullimidae) con peristoma rojo del Perú**

discriminación, estatus taxonómico y descripción de una nueva
especie

TESIS

Para optar al Título Profesional de Biólogo con Mención en Zoología

AUTOR

Víctor Octavio Borda Púa

ASESOR

Rina Ramírez Mesías

Lima – Perú

2011

आदमी के जीवन बनाने की शक्ति नहीं है, इसलिए वह कोई जीवन को नष्ट करने का अधिकार है

Man has no power to create life, therefore, he has no right to destroy life

M. K. Gandhi

A mis padres y hermanas,
por apoyarme en los caminos difíciles.

Agradecimientos

A la Dra. Rina Ramírez, quien con sus sabias palabras y apoyo incondicional supo guiarme en el intrincado mundo de la investigación.

A mis amigos del Museo de Historia Natural de UNMSM quienes me brindaron apoyo durante largos años de trabajo, en especial a los miembros del dpto. de Malacología y Carcinología Dominique Maldonado, André Ampuero, Pavel Matos, Jorge Ramírez y Pedro Romero. A Carmen Calderón y Carlos Congrains, quienes brindaron un apoyo invaluable durante las colectas. A Ernesto Rázuri, del dpto. de Entomología, quien me apoyó grandemente en la elaboración de los dibujos científicos. A Daniel Coronel y Carlos Martel, personas sin cuyo apoyo no hubiese sido posible la realización del presente trabajo. A Sonia Refulio, Junior Chuctaya, Dario Faustino y Eder Chilquillo.

Un agradecimiento al Vicerrectorado de Investigación el cual al financiar los proyectos “Caracterización genómica de caracoles terrestres nativos (*Megalobulimus spp.*), “Evaluación de la biodiversidad de moluscos terrestres en la región del río Bajo Madre de Dios” y “Caracterización morfológica y molecular de caracoles terrestres de la Selva Central usados en alimentación y cosmética”, permitió que la presente tesis se concretara.

A todas las personas que colaboraron conmigo durante las colectas en San Martín, Huánuco y Cusco.

A mi familia, mis padres, mis hermanas y mi madrina, quienes con su incansable apoyo día a día me permiten dar mejores frutos y crecer como persona.

Resumen

El género *Megalobulimus* agrupa a las especies de moluscos terrestres de mayor tamaño del neotrópico, además de ser parte de la dieta de los pobladores de la amazonia peruana. Para Perú se han reportado nueve especies de este género, de las que se tiene conocimiento sólo por sus conchas. El objetivo principal del presente trabajo fue discriminar a las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo de Perú sobre la base de los caracteres de la concha, parte blanda (genitalia, sistema digestivo, complejo paleal y glándula pedal) y datos de alometría para poder evaluar el estatus taxonómico de cada una de ellas y tener mayor conocimiento para la conservación de especies económicamente importantes. Entre el 2008 y 2010 se realizaron colectas en los departamentos de San Martín, Huánuco, Cusco, Madre de Dios y Junín; también se realizó un levantamiento de datos bibliográficos y de bases de datos electrónicas sobre las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo y, además, se realizó un análisis y una descripción detallada de la concha y anatomía interna, el análisis multivariado de la concha y la genitalia, alometría de la concha y la evaluación de la distribución geográfica para estas especies. Para Perú se han reportado dos especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo, *Megalobulimus capillaceus* y *Megalobulimus separabilis*. Como resultado, se identificaron tres morfotipos (San Martín, Huánuco y Cusco) para *M. capillaceus*. El morfotipo “Cusco” quedó inequívocamente discriminado de los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”, tanto a nivel cualitativo como cuantitativo de las características de la concha y parte blanda, por lo que se la eleva de nivel taxonómico, siendo así una especie nueva para la ciencia, *Megalobulimus* sp. nov. La especie nueva se caracteriza por presentar concha más elongada, pene en forma de garrote, epífalo más largo y oviducto libre más alargado en relación a los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”. *Megalobulimus capillaceus* se diferenció de *M. separabilis* por su concha más ancha, epífalo prominente y por la presencia de un divertículo externo en el oviducto libre, en tanto que *M. separabilis* tiene concha elongada, epífalo indiferenciado externamente y no presenta divertículo externo en el oviducto, pero si un divertículo interno. En el Perú, *M. capillaceus* presenta una distribución restringida a los departamentos de San Martín y Huánuco; *M. separabilis* se restringe al departamento de Huánuco; en tanto que, *Megalobulimus* sp. nov. fue encontrada sólo en el departamento de Cusco, aunque no se descarta su presencia en Bolivia. Es posible que *M. capillaceus* sea endémica de Perú debido a que los especímenes reportados como *M. capillaceus* para otros países y custodiados en museos, difieren mucho del morfotipo de San Martín, el cual corresponde a la descripción original. La implicancia de discriminar a estas especies

consideradas cercanamente relacionadas en base a su característico labio rojo, no queda simplemente como un tema académico, sino que aporta al correcto aprovechamiento de especies económicamente importantes, así como también a la protección de la biodiversidad del país.

Abstract

Megalobulimus is a neotropical genus of land snails that represents the largest living snails, they are also edible for the Peruvian Amazon people. There are nine species of *Megalobulimus* registered for Peru and the knowledge of them is only based on shell characters. The main goal of this research was to discriminate species of *Megalobulimus* with red peristome distributed in Perú on the basis of shell and soft parts (genitalia, digestive system, palial complex and pedal gland) characters, and allometry in order to evaluate their taxonomic status and to obtain knowledge for the conservation of these species of edible snails. The surveys were carried out between 2008 and 2010 in San Martín, Huánuco, Cusco, Madre de Dios and Junín. Literature and electronic data base were also revised for *Megalobulimus* species with red peristome. A detail description of shell and soft parts, as well as multivariate analysis of shell and genitaly, shell allometry and geographic distribution was carried out. There are two reports for Perú of *Megalobulimus* with red peristome, *Megalobulimus capillaceus* and *M. separabilis*. Three morphotypes (San Martín, Huánuco and Cusco) of *M. capillaceus* were recognized. Morphotype "Cusco" was undoubtedly different of remaining morphs. This discrimination is based on qualitative and quantitative analyses of shell and soft parts characters. This morph was recognized as a new species, *Megalobulimus* sp.nov. This species has a more elongate shell, a club-shaped penis, a longer epiphallus and a longer free oviduct in contrast with other morphotypes. *M. capillaceus* has a widest shell, a prominent epiphallus and the presence of a free oviduct external diverticule than *M. separabilis*. On the contrary, *M. separabilis* has a more elongate shell, its epiphallus is hardly differentiated from the vas deferens externally and it has a free oviduct internal diverticule. For Perú, *M. capillaceus* is restricted to San Martín and Huánuco; while *Megalobulimus* sp. nov was found only in Cusco, although his presence in Bolivia is not excluded. It is possible that *M. capillaceus* can be endemic for Perú because the samples reported as *M. capillaceus* for other countries and deposited in museums are not related with the morphotype "San Martín", considered the "type". The implications to distinguish these apparently closely related species, on the basis of their red peristomes, is beyond academic interest. This work provides elements for the sustainable use of these species of edible snails, as well as to protect the biodiversity of Perú.

INDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	3
2.1 Antecedentes	3
2.2 Estudios anatómicos en <i>Megalobulimus</i> y otros moluscos terrestres	3
2.3 Estudios de alometría	5
2.4 Distribución geográfica y taxonomía	6
2.5 Importancia	6
3. HIPÓTESIS	8
4. OBJETIVOS	9
3.1 Objetivo General	9
3.2 Objetivos Específicos	9
5. MATERIALES Y MÉTODOS	10
5.1 Material biológico	10
5.2. Análisis Morfológico	15
5.2.1. La concha y su variabilidad	15
5.2.2. Morfología de la parte blanda	15
5.3. Análisis de alometría	16
5.4. Análisis multivariado	18
5.5. Distribución geográfica	22
6. RESULTADOS	23
6.1 Morfología	23
6.1.1 <i>Megalobulimus capillaceus</i>	23
6.1.1.1. Descripción de la concha	23
6.1.1.2. Morfología de la parte blanda	28
6.1.1.2.1. Sistema reproductor	28
6.1.1.2.2. Sistema digestivo	45
6.1.1.2.3. Complejo paleal	47
6.1.1.2.4. Glándula pedal	50
6.1.2. <i>Megalobulimus separabilis</i>	52
6.1.2.1. Descripción de la concha	52

6.1.2.2. Morfología de la parte blanda	54
6.1.2.2.1. Sistema reproductor	54
6.1.2.2.2. Sistema digestivo	62
6.1.2.2.3. Complejo paleal	63
6.1.2.2.4. Glándula pedal	65
6.2. Análisis de alometría	67
6.2.1. Análisis de regresión lineal	67
6.2.2. Curva real	69
6.3. Análisis multivariado	72
6.3.1. La concha	73
6.3.1.1. Primer conjunto de datos	73
6.3.1.2. Segundo conjunto de datos	76
6.3.1.3. Tercer conjunto de datos	79
6.3.2. Sistema reproductor	82
6.4. Biogeografía ecológica	86
6.4.1. <i>Megalobulimus capillaceus</i>	86
6.4.2. <i>Megalobulimus separabilis</i>	90
7. DISCUSIÓN	92
7.1. La concha: carácter tradicional en la clasificación de gasterópodos	92
7.2. Genitalia y su resolución en la discriminación de especies	94
7.2.1. Características de la genitalia de <i>M. capillaceus</i> y <i>M. separabilis</i>	94
7.2.2. Diferenciación de <i>M. capillaceus</i> y <i>M. separabilis</i> en base a la genitalia.	94
7.2.3. Variación intraespecífica de la parte blanda en <i>M. capillaceus</i>	95
7.2.4. Complejo de la espermateca – Bolsa de Fertilización	96
7.3. Divertículo interno del oviducto libre en <i>Megalobulimus separabilis</i>	98
7.4. Parámetros alométricos	98
7.5. Distribución alopátrida del complejo de especies <i>Megalobulimus capillaceus</i>	99
7.6. Distribución de <i>Megalobulimus separabilis</i>	99
7.7. Estudios moleculares	100
7.8. Estatus taxonómico	100
7.8.1. <i>Megalobulimus separabilis</i> (Fulton, 1903)	101

7.8.2. Complejo de especies <i>Megalobulimus capillaceus</i>	102
7.8.2.1. <i>Megalobulimus capillaceus sensu</i> Pfeiffer, 1855	102
7.8.2.2. <i>Megalobulimus sp.nov.</i>	103
7.9. Importancia comercial de los <i>Megalobulimus</i> con peristoma rojo en el Perú	104
8. CONCLUSIONES	105
9. RECOMENDACIONES	106
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	107

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

FIGURAS

Figura 1. Hábitat de las poblaciones de *M. capillaceus*. (A) *M. capillaceus* morfotipo “San Martín”. (B) Chacra de Juan Guerra – San Martín (222 msnm). (C) *M. capillaceus* morfotipo “Huánuco”. (D) Chacra de Tingo María – Huánuco (654 msnm)13

Figura 2. Hábitat de las poblaciones de *M. capillaceus* y *M. separabilis* (A) *M. capillaceus* morfotipo “Cusco”. (B) Quillabamba – Cusco (1138 msnm). (C) *M. separabilis*. (D) Ambo – Huánuco (2054 msnm).14

Figura 3. Representación de una ecuación potencial (curva de alometría)17

Figura 4. Representación de una ecuación lineal (recta de alometría).18

Figura 5. Medidas evaluadas para el análisis morfométrico de *M. capillaceus* y *M. separabilis*. (A) Medidas de la concha en vista frontal. (B) Medidas de la concha en vista lateral. (C) Medidas del sistema reproductor. Altura de la concha (AC), diámetro mayor (DM), longitud de la espira (ESP), posición del diámetro mayor a partir del apex (PDM), largo de la abertura (LB), ancho de la abertura (AB), ángulo de la espira (AS), diámetro lateral (DL). Longitud total del pene (Lpn), longitud del epífalo (Lep), longitud del músculo retractor del pene (Lmr), longitud del flagelo (Lfl), longitud de la vagina (Lvg), longitud del oviducto libre (Lov), longitud del divertículo del oviducto (Ldov), longitud del conducto de la bursa espermatológica (Lcb), longitud del espermioviducto (Leo), longitud del saco glandular anexo (Lsg), diámetro del saco glandular anexo (Dsg) y longitud del conducto hermafrodita (Lch).21

Figura 6. Gráfico bivariado entre la altura y el diámetro mayor de la concha de los tres morfotipos de *Megalobulimus capillaceus*, se muestran las tendencias de los tres morfotipos.26

Figura 7. Morfotipos de *M. capillaceus* en vista frontal y lateral. (A), (B) y (C) Morfotipo “San Martín” (Juan Guerra). (D), (E) y (F) Morfotipo “Huánuco” (Aucayacu). (G), (H), (I) Morfotipo “Cusco” (Echarate). Las flechas señalan la disposición de las suturas.27

Figura 8. Genitalia de *Megalobulimus capillaceus* procedente de Moyobamba – San Martín. PEN: pene; EPF: epífalo; FLS: flagelos; MRE: músculo retractor del pene; CDE: conducto deferente; VAG: vagina; OVL: oviducto libre; DOV: divertículo del oviducto libre; CBE: conducto de la bursa espermatológica; BES: bursa espermatológica; ESO: espermioviducto; GPR: glándula prostática; GAL: glándula de albúmina; SGA: saco glandular anexo; TAL: Talón; CHE: conducto hermafrodita; GON: gónada; GOP: gonoporo.29

Figura 9. Complejo de la espermateca – Bolsa de Fertilización. *Megalobulimus capillaceus* (Juan Guerra – San Martín). (A) Modelo del Talón + saco glandular anexo en *M. capillaceus*. (B) Disección del Saco glandular anexo. (C) Disección del Talón, se observa la cámara de fertilización (CFE) y a la izquierda la espermateca (ESPER). CON COM: Conducto común; CON HER: Conducto hermafrodita; SI CFE: Superficie interna de la cámara de fertilización; SI SGA: Superficie interna del saco glandular anexo; SI ESPER: Superficie interna de la espermateca.30

Figura 10. Características del interior del espermioviducto de un individuo de *Megalobulimus capillaceus* de Moyobamba (Dpto. San Martín). (A) vista de la superficie interna del espermioviducto (SI ESO). (B) Vista anterior de la glándula prostática. (C) Canal colector de la glándula prostática. CBE: conducto de la bursa espermatozoidal; GPR: glándula prostática; C. Col: canal colector; CAL: Canaliculos; CDE: Conducto deferente; ES. Long: pliegues longitudinales; Pl. Trv: pliegues transversales; SI Div: superficie interna del divertículo del oviducto libre; CDE: conducto deferente; Pl. Ov. Li: pliegues del oviducto libre.32

Figura 11. Características de la superficie interna del oviducto y vagina de un individuo de *Megalobulimus capillaceus* de Moyobamba (Dpto. San Martín). SI ESO: Superficie interna del espermioviducto; SI Div: superficie interna del divertículo del oviducto libre; Ab Div Bur: abertura del conducto de la bursa espermatozoidal; Pl. Ov Li: pliegues del oviducto libre; Pl. Vag: pliegues de la vagina; GOP: gonoporo.34

Figura 12. Genitalia de *M. capillaceus* procedente de (A) Juan Guerra y (B) Saposoa. EPF: Epífalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.37

Figura 13. Genitalia de *M. capillaceus* procedente de (A) Aucayacu y (B) Tingo María. EPF: Epífalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.38

Figura 14. Genitalia de *M. capillaceus* procedente de (A) Echarate y (B) Quillabamba. EPF: Epífalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.39

Figura 15. Genitalia masculina disectada de *M. capillaceus* procedente de Moyobamba. (A) superficie interna de la genitalia masculina. (B) Superficie interna del epífalo. (C) Esquema representativo de la mitad proximal del pene y el epífalo de *Megalobulimus capillaceus*. PI PEN: Pilásteres del pene, SI PEN: Superficie interna del pene, PI EPIF: Pilásteres del epífalo, Tr PI: Tercer piláster del epífalo, SI EPIF: Superficie interna del epífalo, FLAG: Flagelo, MUS RET: Músculo retractor del pene, GON: Gonoporo.42

Figura 16. Patrones de distribución de los pilasteres en la región proximal del pene para individuos de *M. capillaceus* de San Martín. La coloración distintiva para algunos pilasteres indica un posible patrón.43

Figura 17. Patrones de distribución de los pilasteres en la región proximal del pene para individuos de *M. capillaceus* de Huánuco y Cusco. La coloración distintiva para algunos pilasteres indica un posible patrón.44

Figura 18. Sistema digestivo de *M. capillaceus* procedente de San Martín (Moyobamba). (A) Vista dorsal del sistema digestivo de *M. capillaceus*. (B) Vista lateral de la parte anterior del sistema digestivo. BBL: bulbo bucal; SRA: saco de la rádula; MRB: Músculo retractor del bulbo bucal, GLS: glándulas salivales; ESF: esófago; EST: estómago; LAG: lóbulo anterior de la glándula digestiva; LPG: lóbulo posterior de la glándula digestiva; INT: intestino.46

Figura 19. (A) Complejo paleal de *M. capillaceus* procedente de Moyobamba (San Martín). (B) Riñón de *M. capillaceus* procedente de Saposoa (San Martín). BMN: borde del manto; RÑN: riñón; PCR: pericardio; RCT: recto; PUR: poro urinario; SPL: septo pulmonar; SUR: surco urinario; ANO: ano.48

Figura 20. Complejo paleal en tres morfotipos de *M. capillaceus*. (A) Complejo paleal del morfotipo “San Martín” (Juan Guerra). (B) Complejo paleal del morfotipo “Huánuco” (Tingo María). (C) Complejo paleal del morfotipo “Cusco” (Quillabamba). BMN: borde del manto; RÑN: riñón; PCR: pericardio; RCT: recto; PUR: poro urinario; SPL: septo pulmonar; SUR: surco urinario; ANO: ano.49

Figura 21: Glándula pedal de *M. capillaceus*. (A) Vista ventral interna de la glándula pedal del morfotipo “San Martín” de *M. capillaceus*. (B) Vista ventral interna de la glándula pedal del morfotipo “Cusco” de *M. capillaceus*. TCP: techo de la cápsula; PCP: piso de la cápsula; SUR: surco; CRE: cresta; CGL: cuerpo glandular; RGP: región posterior.51

Figura 22. Concha de *M. separabilis* procedente de la localidad de Ambo. (A) Vista frontral, (B) vista lateral y (C) vista posterior.53

Figura 23. Genitalia de *Megalobulimus separabilis* procedente de Ambo – Huánuco. PEN: pene; EPF: epífalo; MRE: músculo retractor del pene; CDE: conducto deferente; VAG: vagina; OVL: oviducto libre; CBE: conducto de la bursa espermatológica; BES: bursa espermatológica; ESO: espermioviducto; GPR: glándula prostática; GAL: glándula de albúmina; SGA: saco glandular anexo; TAL: Talón; CHE: conducto hermafrodita; GON: gónada; GOP: gonoporo.55

Figura 24. Superficie interna del oviducto libre y vagina de *M. separabilis* observada a través de dos cortes distintos en la superficie de la genitalia femenina. (A) Corte realizado sobre el engrosamiento de pliegues del oviducto. (B) Corte realizado sobre el lado opuesto al engrosamiento de pliegues del oviducto. ESO: espermioviducto; Ab CBE: abertura del conducto de la bursa espermatológica; Pl. Ov Li: pliegues del oviducto libre; Div. Int. Ov. Li: Divertículo interno del oviducto libre; En Mus: Engrosamiento de pliegues; Pl. Vag: pliegues de la vagina; GOP: gonoporo; CDE: conducto deferente; PEN: pene.57

Figura 25. Genitalia masculina de *M. separabilis* de Ambo. (A) Superficie interna del conducto deferente y epífalo. (B) Superficie interna del pene. MUS RET y MRE: Músculo retractor del pene, PI PEN: Pilásteres del pene, EPIF: Epífalo, SI EPIF: Superficie interna del epífalo, PI EPIF: Pilásteres del epífalo, CON DEF: Conducto deferente, SI CON DEF: Superficie interna del conducto deferente, Pl. CON DEF: Pliegues del conducto deferente.59

Figura 26. Genitalia de dos individuos de *Megalobulimus separabilis* procedente de Ambo – Huánuco. EPF: Epífalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.60

Figura 27. Sistema digestivo de *M. separabilis* procedente de Ambo (Dpto. Huánuco). BBL: bulbo bucal; GLS: glándulas salivales; ESF: esófago; EST: estómago; LAG: lóbulo anterior de la glándula digestiva; LPG: lóbulo posterior de la glándula digestiva; INT: intestino.63

Figura 28. Complejo paleal de *M. separabilis* procedente de Ambo (dpto. Huánuco). BMN: borde del manto; RÑN: riñón; PCR: pericardio; RCT: recto; PUR: poro urinario; SPL: septo pulmonar; SUR: surco urinario; ANO: ano.64

Figura 29. Glándula pedal de *M. separabilis* procedente de Ambo (Huánuco). (A) Vista ventral con la capsula abierta. (B) Vista anterior y ventral de la glándula. TCP: techo de la cápsula; PCP: piso de la cápsula; SUR: surco; CRE: cresta; CGL: cuerpo glandular; RGP: región posterior.66

Figura 30. Relación lineal entre el logaritmo de altura de la concha y logaritmo del diámetro mayor de la concha para los morfotipos de San Martín y Cusco de <i>M. capillaceus</i>	68
Figura 31. Relación lineal entre el logaritmo de altura de la concha y logaritmo del diámetro mayor de la concha para <i>M. separabilis</i>	68
Figura 32. Relación lineal entre el logaritmo de altura de la concha y logaritmo del diámetro mayor de la concha para <i>M. capillaceus</i> (Morfotipo “San Martín” y “Cusco”) y <i>M. separabilis</i> (Ambo).	69
Figura 33. Gráficas de dispersión de puntos del diámetro mayor en relación a la altura de la concha de morfotipos de <i>M. capillaceus</i> . (A) Morfotipo “San Martín” y (B) Morfotipo “Cusco”.	70
Figura 34. Gráficas de dispersión de puntos del Diámetro mayor en relación a la altura de la concha de <i>M. separabilis</i> (Ambo).....	70
Figura 35. Gráficas de dispersión de puntos del Diámetro mayor en relación a la altura de la concha de <i>M. capillaceus</i> (Morfotipo “San Martín” y “Cusco”) y <i>M. separabilis</i> (Ambo).	71
Figura 36. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i> , <i>M. separabilis</i> , <i>M. musculus</i> y <i>M. lorentzianus</i> . La primera componente acumuló 57.47% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “longitud del diámetro lateral”). La segunda componente acumuló 32.53% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “altura de la concha”).	75
Figura 37. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i> , <i>M. separabilis</i> , <i>M. musculus</i> y <i>M. lorentzianus</i> . La primera función acumuló 88.5% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “longitud del diámetro lateral”). La segunda función acumuló 8.3% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “posición del diámetro mayor”).	75
Figura 38. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i> , <i>M. separabilis</i> y <i>M. musculus</i> . La primera componente acumuló 60.13% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “longitud del diámetro lateral”). La segunda componente acumuló 29.68% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “altura de la concha”).	78
Figura 39. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i> , <i>M. separabilis</i> y <i>M. musculus</i> . La primera función acumuló 92.9% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “longitud del diámetro lateral”). La segunda función acumuló 4.2% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “altura de la concha”).	78
Figura 40. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i> . La	

primera componente acumuló 54.66% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “altura de la concha”). La segunda componente acumuló 28.0% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “longitud de la espira”).81

Figura 41. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de *M. capillaceus*. La primera función acumuló 73.6% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “posición del diámetro mayor”). La segunda función acumuló 26.4% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue “altura de la abertura”).81

Figura 42. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la genitalia de los tres morfotipos de *M. capillaceus*. La primera componente acumuló 37.20% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue la “longitud del pene”). La segunda componente acumuló 18.62% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue la “longitud del músculo retractor del pene”).84

Figura 43. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la genitalia de los tres morfotipos de *M. capillaceus*. La primera función acumuló 78.3% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue la “longitud del espermioviducto”). La segunda función acumuló 21.7% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue el “diámetro del saco glandular anexo”).85

Figura 44. Distribución de los tres morfotipos de *Megalobulimus capillaceus* en el Perú. Cuadros en blanco indican las localidades reportadas por la literatura (Bequaert, 1948). Cuadros negros indican localidades donde se colectaron conchas y especímenes vivos.....89

Figura 45. Distribución de *Megalobulimus separabilis* en Perú. Triángulos en blanco indican las localidades reportadas por la literatura (Bequaert, 1948). Triángulos negros indican localidades donde se colectaron conchas y especímenes vivos.91

TABLAS

Tabla 1.. Georeferencia de las localidades de colecta para <i>M. capillaceus</i> y <i>M. separabilis</i>	12
Tabla 2. Estadísticos básicos de la concha de <i>Megalobulimus capillaceus</i> por morfotipo.	25
Tabla 3. Proporciones de la concha de cada uno de tres morfotipos de <i>Megalobulimus capillaceus</i>	26
Tabla 4. Resumen de las variables de la genitalia para 11 individuos de <i>Megalobulimus capillaceus</i> procedentes de San Martín.	40
Tabla 5. Resumen de las variables de la genitalia para cinco individuos de <i>Megalobulimus capillaceus</i> procedentes de Huánuco.	40
Tabla 6. Resumen de las variables de la genitalia para cinco individuos de <i>Megalobulimus capillaceus</i> procedentes de Cusco.	41
Tabla 7. Proporciones del sistema reproductor para los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i>	41
Tabla 8. Proporciones entre las longitudes del riñón y septo pulmonar para los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i>	47
Tabla 9. Estadísticos básicos de la concha de <i>Megalobulimus separabilis</i>	53
Tabla 10. Resumen de las variables de la genitalia para tres individuos de <i>Megalobulimus separabilis</i> procedentes de Huánuco.	61
Tabla 11. Proporciones del sistema reproductor de <i>M. separabilis</i>	61
Tabla 12. Proporciones entre las longitudes del riñón y septo pulmonar para <i>M. separabilis</i>	65
Tabla 13. Parámetros alométricos para las especies de <i>Megalobulimus</i> con peristoma rojo del Perú.	67
Tabla 14. Estadísticos básicos de la concha de <i>Megalobulimus musculus</i>	71
Tabla 15. Estadísticos básicos de la concha de <i>Megalobulimus lorentzianus</i>	71
Tabla 16. Matriz de componentes principales obtenidas para siete variables de la concha de cuatro especies de <i>Megalobulimus</i>	73
Tabla 17. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para siete variables de la concha de cuatro especies de <i>Megalobulimus</i>	74
Tabla 18. Matriz de componentes principales obtenidas para siete variables de la concha de <i>M. capillaceus</i> , <i>M. separabilis</i> y <i>M. musculus</i>	76

Tabla 19. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para siete variables de la concha de <i>M. capillaceus</i> , <i>M. separabilis</i> y <i>M. musculus</i>	77
Tabla 20. Matriz de componentes principales obtenidas para siete variables de la concha de los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i>	79
Tabla 21. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para siete variables de la concha de los tres morfotipos de <i>M. capillaceus</i>	80
Tabla 22. Matriz de componentes principales obtenidas para 12 variables de la genitalia de <i>M. capillaceus sensu lato</i>	83
Tabla 23. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para 12 variables de la genitalia de <i>M. capillaceus sensu lato</i>	83
Tabla 24. Procedencia de las muestras de <i>M. capillaceus</i> custodiadas en Museos. ..	88
Tabla 25. Procedencia de las muestras de <i>M. separabilis</i> custodiadas en Museos. ..	90

1. Introducción

La Región Neotropical presenta la mayor diversidad biológica en el mundo que, junto con su indiscutible relevancia ecológica, es de una enorme importancia económica (Tundisi y Matsumura- Tundusi, 2008), en especial la selva amazónica, la cual alberga un gran número de especies endémicas como plantas, hongos, aves, invertebrados, etc. (Ramírez *et al.*, 2003; Ceballos y García, 2008; Cardona *et al.*, 2009; Dahl *et al.*, 2009). Dentro de los invertebrados del neotrópico podemos mencionar a los moluscos, un grupo extraordinariamente diverso y que sólo es superado, en riqueza de especies, por los artrópodos (Ramírez *et al.*, 2003). Estos animales cumplen un importante rol ecológico, al participar en las cadenas tróficas de múltiples animales vertebrados e invertebrados (Goodhart, 1962; Reyes, 2005). Son un componente importante en diversas comunidades naturales debido a su acción como presas, consumidores primarios, consumidores secundarios y como descomponedores (Rollo, 1988). Además, cumplen un rol económico, ya que muchas especies de caracoles terrestres son consumidas por el hombre en todo el mundo (Cuellar *et al.*, 1987; Reyes, 2005), constituyendo una importante fuente de ingresos para los distintos países que los comercializan (Reyes, 2005).

El hombre peruano ha utilizado los caracoles terrestres desde épocas prehispánicas, principalmente en su alimentación (Engel, 1970; Ravines, 1991). En la actualidad, la costumbre de comer caracoles terrestres en el Perú ha quedado circunscrita a la región de selva, siendo preferentemente las especies del género *Megalobulimus* (Ramírez & Cáceres, 1991).

En la Familia Megalobulimidae se encuentran los caracoles más grandes del neotrópico. Este grupo corresponde a las especies más primitivas dentro del Orden Stylommatophora (Leme, 1973) y además son comestibles (Ramírez y Cáceres, 1991). Dicha familia está conformada por un sólo género, *Megalobulimus*; son caracoles herbívoros, como la mayoría de caracoles terrestres pulmonados. Las especies de este género son muy apreciadas ya que constituyen una importante fuente de proteínas para el poblador selvático, pero a pesar de ello es muy poca la información que se tiene acerca de aspectos biológicos (Campoverde, 1992). Actualmente, el valor agregado que presentan los caracoles de este género no sólo se basa en su utilidad como alimento, sino también al posible uso cosmético que los pobladores puedan darle a la baba que estos caracoles secretan.

En el Perú, el género *Megalobulimus* se distribuye en la amazonia, vertiente oriental y en la zona norte de la vertiente occidental. Se han descrito nueve especies para las regiones boscosas del territorio peruano (Ramírez *et al.*, 2003), las más comunes son *Megalobulimus maximus* (Sowerby, 1825), *M. popelairianus* (Nyst, 1845), que son comúnmente conocidas como “congompes”, y *M. capillaceus* (Pfeiffer, 1855) conocida como “pucashimi” que quiere decir “labio rojo”, esto se debe al color rojo intenso que presenta el peristoma de su concha cuando alcanza el estado adulto. Esta característica no es única en esta especie. *M. separabilis* (Fulton, 1903) también la presenta y suele ser confundida con *M. capillaceus*. La concha de *Megalobulimus capillaceus* llega a medir hasta 77 mm de altura, ha sido descrita para Perú, Bolivia, Brasil y Paraguay; en el Perú se ha reportado sólo para los departamentos de San Martín, Huánuco y Cuzco (Bequaert, 1948), y no ha sido colectada en otros departamentos. En referencia a las poblaciones de *M. capillaceus* de San Martín, éstas se encuentran muy bien adaptadas a los ambientes impactados tales como chacras y jardines de las casas en ciudades de dicha región (Ramírez y Caceres, 1991).

Megalobulimus separabilis ha sido reportada únicamente para el departamento de Huánuco, su conchilla mide de 57 a 68 de altura, presenta espira larga y su peristoma es rojo. No existen mayores datos sobre su hábitat o ecología.

La gran mayoría de descripciones realizadas para moluscos terrestres se hicieron a partir de las características de la concha (Bequaert, 1948), por ello existe un gran vacío de información en cuanto a las características de la parte blanda de las especies, siendo más evidente en especies del neotrópico. Por tanto, es sumamente importante contar con esta información, sobre todo para el caso de las especies de importancia económica, como aquellas que conforman la Familia Megalobulimidae. Es necesario conocer a profundidad la morfología, tanto externa como interna, de una especie para así tener una base sólida en futuros estudios de sistemática, fisiología, evolución, etc.

El presente trabajo se enfoca en la recaracterización de *M. capillaceus* y *M. separabilis* basada en la descripción de los principales sistemas de importancia taxonómica que conforman su parte blanda, características de su concha, así como también una revisión de su actual distribución geográfica en el Perú para poder evaluar el estatus taxonómico de cada una de ellas y tener mayor conocimiento para la conservación de dos especies económicamente importantes.

2. Marco teórico:

2.1. Antecedentes:

Las primeras descripciones en cuanto a la morfología de caracoles terrestres se realizaron principalmente en base a su concha como se puede apreciar en la obra de Bequaert (1948), que constituye una revisión completa de las características conchológicas de la Familia Strophocheilidae. Para entonces, *Megalobulimus* constituía un subgénero de *Strophocheilus*. La importancia de la publicación de Bequaert (1948) yace en que presenta la diagnosis, sinonimia, distribución e ilustraciones de las conchas de las especies de esta familia.

Con el paso del tiempo se vio la necesidad de conocer las características de la parte blanda de los caracoles para su anatomía y fisiología, como también para establecer mayor cantidad de caracteres de diagnóstico. Leme (1973) demostró, en base a caracteres de sistema digestivo, excretor, respiratorio y reproductor, que el subgénero *Megalobulimus* tenía suficientes diferencias para ser un género independiente de *Strophocheilus*, pero era tan disímil que se hacía necesario separarla de la Familia Strophocheilidae y formar la Familia Megalobulimidae. Leme utilizó tres especies de *Megalobulimus* (*M. popelairianus*, *M. granulosus* y *M. oblongus*), exponiendo así las marcadas diferencias con los demás subgéneros del género *Strophocheilus*.

Existen muchas especies del género *Megalobulimus*, además de las ya mencionadas, que comparten muchas similitudes en cuanto a la forma de la concha, el tamaño, la forma del labio e incluso el color de éste, como por ejemplo *M. abbreviatus* (Bequaert, 1948), *M. arapotiensis* Morretes, 1952 y *M. bereniceae* (Morretes, 1952). Además, la característica de tener el labio rojo no es única en el género *Megalobulimus* sino también es posible apreciarlo en algunas especies del género *Thaumastus* (Ramírez, com. per.). Por todo esto es que resulta muy común confundir a las conchas de estas especies.

2.2. Estudios anatómicos en *Megalobulimus* y otros moluscos terrestres:

Los principales estudios sobre la morfología interna de moluscos terrestres han tenido mayor énfasis en sistemas tales como son el digestivo, reproductor, excretor y nervioso. Es así que existen clasificaciones de gastrópodos basadas en sistema nervioso; en el caso de pulmonados, los Órdenes que constituyen esta Subclase se

han estimado en base a las características del sistema excretor. En las actuales descripciones de especies del Orden Stylommatophora, poco se hace mención sobre las características de una glándula importante como es la glándula pedal; esta glándula se encuentra en el piso de la cavidad visceral en los pulmonados más primitivos, mientras que en los Stylommatophora más derivados está aislada de la cavidad visceral por medio de una membrana (Dayrat & Tillier, 2002). En el caso de los Systematophora, la glándula pedal ha sido ampliamente caracterizada en la Familia Veronicellidae, tal es así que constituye un carácter de importancia taxonómica (Gomes, 2007).

Las descripciones de la parte blanda de gasterópodos han tomado importancia por el problema de no poderse distinguir correctamente a las especies a partir de la concha. Tal es el caso de la Familia Succineidae cuyas conchas permiten diferenciarlas de otras familias; sin embargo, dentro de ésta, las diferentes especies no pueden ser distinguidas con facilidad utilizando sólo los caracteres conculógicos, por lo que deben ser identificadas a partir de su anatomía interna (Šatkauskienė, 2007).

A partir de la publicación de Leme en 1973, se desarrollaron más estudios en cuanto a la morfología interna de Megalobulimidae y Strophocheilidae para comprobar las características de diagnóstico propuestas por dicho autor. Asimismo, para obtener importantes características para proveer recaracterizaciones y comparaciones con otras especies, este es el caso de *Strophocheilus miersi* cuya morfología interna fue descrita en el 2004 (Pena *et al.*, 2004). En el caso de los miembros de la Familia Megalobulimidae que han sido descritos en Brasil, se tiene conocida la morfología interna de algunas de estas especies y en las cuales se han realizado detallados estudios de algunos órganos o tejidos en particular, tal es el caso de Donelli *et al.* (1998), cuyo estudio se basó en la actividad de una enzima en el sistema nervioso de *Megalobulimus oblongus*. Al año siguiente, Faccioni-Heuser (1999) realizó una tesis doctoral enfocándose sólo en caracterizar algunos aspectos de la musculatura y el plexo pedioso en *Megalobulimus oblongus*. Asimismo, Faccioni-Heuser *et al.* (1999) profundizaron el estudio de la musculatura del pie de *M. oblongus*; Santos *et al.* (2002) publicaron un estudio del sistema nervioso central en esta misma especie. Horn *et al.* (2005) describieron sistema reproductor y ciclo reproductivo en *Megalobulimus abbreviatus*.

En el caso de Perú existen trabajos sobre la Familia Megalobulimidae acerca de las características morfológicas y sobre su biodiversidad (Ramírez, 1998) y de su valor

etnozoológico en la amazonia peruana (Ramírez y Cáceres, 1991). En cuanto a caracterizaciones morfológicas, existe unos reportes de Rengifo *et al.* (2003) y Rengifo (2004), en los cuales se detalla sólo una pequeña parte de las características de *Megalobulimus maximus* y hace énfasis en sus posibilidades de cultivo. Este último aspecto fue desarrollado por Campoverde (1992) en una tesis para obtener el grado de magíster. Campoverde evaluó las posibilidades del manejo de *Megalobulimus maximus* como recurso alimenticio en San Martín.

Hasta aquí podemos dar cuenta de cuan profundos y minuciosos pueden ser los estudios morfológicos, tal es así que, el estudio de sólo un sistema de la parte blanda de un caracol o incluso el estudio de un órgano en particular puede constituir una tesis doctoral, como también para establecer grupos taxonómicos.

2.3. Estudios de alometría:

La alometría señala los cambios de las dimensiones de una parte del cuerpo con relación a los cambios en el tamaño del organismo (Gayon, 2000). Los estudios alométricos son importantes por contribuir a una mejor comprensión de los cambios que sufre un organismo con el paso del tiempo bajo efecto de distintos factores ambientales. Gould (1966) ha sugerido que la forma de la concha de los moluscos está gobernada genéticamente por un conjunto de relaciones alométricas. Kemp y Bertness (1984) opinan que la variación morfológica de la concha entre poblaciones de moluscos puede deberse a diferencias genéticas o a influencias ambientales que actúan sobre la expresión fenotípica de un genotipo. Según Hollander *et al.* (2007), mucha de la variación que ocurre en el desarrollo ontogénico entre individuos puede ser la mayor contribución para la variación morfológica entre especies.

Numerosos estudios han usado la alometría y modelos de crecimiento para estudiar la estructura poblacional y morfometría de la concha en caracoles; por ejemplo, los estudios morfométricos de la concha realizados en los prosobranquios *Theodoxus macri* (Elkarmi & Ismail, 2006a) y *Melanopsis praemorsa* (Elkarmi & Ismail, 2006b), procedentes de Jordania, han servido de soporte para una mejor comprensión de la estructura poblacional de estas especies.

2.4. Distribución geográfica y taxonomía:

La primera localidad en la que se reportó *Megalobulimus capillaceus* es “bancos del Río Solimões en el alto Amazonas, probablemente al noreste de Perú” (Bequaert, 1948). Posteriormente se hicieron reportes para los dptos. de Huánuco y Cusco. Además se encuentra reportada para Bolivia, Brasil y Paraguay. Esto nos da una idea de lo disyunta que es su distribución, según la literatura.

A finales del siglo XVIII y comienzos del siglo XIX, *Megalobulimus capillaceus* era confundida comúnmente con especímenes pequeños de *Megalobulimus oblongus*, particularmente con la subespecie *musculus*, permaneciendo mal identificada en muchas colecciones. Descripciones realizadas por Cockerell (1926) establecen diferencias entre *M. capillaceus* y *M. oblongus* en base a las características de las vueltas embrionarias de la concha, en lo que resalta el parecido que existe entre la concha de *M. capillaceus* y la de *M. intertextus* (Bequaert, 1948).

Los especímenes colectados por Morelet (1863) en Huánuco fueron catalogados por éste como *Strophocheilus rosaceus*, una especie de Chile, pero Bequaert (1948) considera a esta especie como *M. capillaceus*, aunque no descarta la posibilidad de que se trate de especímenes de *M. separabilis*, otra especie con concha de labio rojo.

2.5. Importancia:

El conocimiento acerca de la morfología interna de una especie nos permite descubrir la naturaleza de un organismo y sus adaptaciones para desenvolverse en su medio. Asimismo, el cómo ha sido moldeado por la evolución para tener éxito en cumplir tareas básicas como sobrevivir y reproducirse.

Los actuales vacíos de información respecto a la morfología interna de pulmonados terrestres del neotrópico son un gran problema a la hora de realizar distintos estudios acerca de su ecología, fisiología, sistemática, conservación, etc., ya que conocer la conchilla es equivalente a conocer casi nada del animal. Además, tener tan poca información acerca de las características de la parte blanda de moluscos de gran importancia en el comercio actual en la amazonia, como lo son *Megalobulimus capillaceus* y *M. separabilis*, debido a su valor alimenticio, su posible uso cosmético y en algunos casos, su uso médico por parte del poblador selvático, hace necesario

incrementar el conocimiento en esta área. Por esto, contar con una descripción de los principales sistemas de esta especie es un punto clave para subsecuentes estudios en la biología de otras especies del género, especies de géneros relacionados, mejorar el cultivo de esta especie o establecer pautas para su conservación.

Por otro lado, existe una incertidumbre acerca que si los especímenes descritos para otras regiones como Cuzco y Huánuco corresponden realmente a *M. capillaceus*, ya que esta especie es fácilmente confundible con especímenes juveniles o adultos de otras especies del mismo género. Además se hace importante describir a una especie tan cercana como es *M. separabilis*, por esto es necesario aclarar el estado taxonómico de las especies de labio rojo reportadas para Perú.

Además, desde hace varias décadas se viene diseñando estrategias para la crianza intensiva de caracoles debido a su importancia como alimento y cosmética. Esta última característica está basada en las propiedades que se atribuyen a la baba de caracol, se conocen para la baba de *Helix aspersa*, una especie de origen europeo que presenta gran abundancia en nuestro medio y que hasta el presente ha sido ampliamente caracterizada. Todos estos planes de manejo para la crianza de *Helix aspersa* han sido desarrollados ya luego de conocer a profundidad la anatomía, ecología y ciclo reproductivo.

De todo lo mencionado, es clara la evidencia de cuánta importancia merecen los estudios morfológicos como piedra angular para la sistemática, ecología y evolución, ramas de la biología que proveen nuevas ideas y enfoques para posteriores decisiones acerca de conservación y manejo de recursos. Todo ello demuestra la importancia del desarrollo del presente trabajo el cual cubriría una parte de los vacíos de información en el conocimiento de estas especies.

3. Hipótesis:

3.1. Hipótesis nula:

Las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo reportadas para Perú (*M. capillaceus* y *M. separabilis*) son indiferenciables interespecíficamente, así como entre poblaciones de una misma especie.

3.2. Hipótesis alternativa:

Las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo reportadas para Perú (*M. capillaceus* y *M. separabilis*) presentan caracteres de la parte blanda contrastantes entre sí y diferenciables de otros *Megalobulimus* ya descritos. Además, no todas las poblaciones reportadas como *M. capillaceus* para el Perú corresponden realmente a esta especie.

4. Objetivos:

4.1. Objetivo general:

- Discriminar a las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo reportadas para Perú y evaluar su estatus taxonómico

4.2. Objetivos específicos:

- Levantamiento de la información de especies con peristoma rojo (*Megalobulimus capillaceus* y *M. separabilis*) en el país, sobre la base de la literatura y colecciones del Museo de Historia Natural y otros museos del mundo.
- Recaracterizar a las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo en base a los caracteres del sistema reproductor, digestivo y complejo paleal
- Evaluar la variación de las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo, así como de sus poblaciones, sobre la base del análisis morfométrico y alométrico de sus conchas.
- Evaluar la distribución de las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo en el Perú.
- Establecer el estatus taxonómico de especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo reportadas para Perú.

5. Materiales y métodos

5.1. Material biológico:

En base a una revisión bibliográfica de la distribución de *Megalobulimus capillaceus* y *M. separabilis* según Bequaert (1948) y Flores (1970) se determinaron las zonas de colecta en tres departamentos (San Martín, Huánuco y Cusco), (Tabla 1).

Se trabajó con especímenes de *Megalobulimus capillaceus* colectadas en diversas salidas realizadas durante el verano del 2008 en diferentes distritos del departamento de San Martín, como parte del proyecto multidisciplinario “Caracterización genómica de caracoles terrestres nativos (*Megalobulimus spp.*), como un sello de garantía para especies promisorias, y caracterización química de su baba” a cargo de la Dra. Rina Ramírez.

Los especímenes de *M. capillaceus* correspondientes al departamento de Cusco fueron colectados durante Marzo del 2009 en los distritos Quillabamba y Echarate, ambos en la provincia de La Convención.

Los especímenes correspondientes al departamento de Huánuco, para *M. capillaceus* fueron colectados en Octubre del 2009 en los distritos de Tingo María y Aucayacu en la provincia de Leoncio Prado, mientras que los especímenes de *M. separabilis* fueron colectados en los distritos de Ambo y Tomayquichua dentro de la provincia de Ambo.

El método de colecta empleado en las localidades mencionadas fue búsqueda directa en bosques y en poblados aledaños a éstos.

Se emplearon conchas de *M. capillaceus*, *M. separabilis*, *M. lorentzianus* (Döering, 1876) y *M. musculus* (d’Orbigny, 1837) presentes en la colección del departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural de la UNMSM, para el análisis morfométrico.

Para evaluar la presencia de especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo en los departamentos de Pasco, Junín y Madre de Dios se realizaron distintas colectas de moluscos terrestres. Dichas colectas fueron parte de los proyectos “Evaluación de la biodiversidad de moluscos terrestres en la región del río Bajo Madre de Dios” y

“Caracterización morfológica y molecular de caracoles terrestres de la Selva Central usados en alimentación y cosmética”, ambos a cargo de la Dra. Rina Ramírez.

Todo el material colectado forma parte de la colección del departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural de la UNMSM (MUSM).

Tabla 1. Georeferencia de las localidades de colecta para *M. capillaceus* y *M. separabilis*

Dpto. de San Martín					
Provincia	Localidad	Coordenadas	Especie	Colector	Fecha de colecta
San Martín	Juan Guerra	S:6°35'3,7"/W:76°19'20,7"	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J.	Enero - 2008
	Morales	S:6°28'24,6"/W:76°23'31,1"	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J..	Enero - 2008
	Partido Alto	S:6°28'18"/W:76°22'14,6"	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J.	Enero - 2008
Picota	Caspizapa	S:6°57'15"/W:76°25'7,8"	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J.	Enero - 2008
Moyobamba	Moyobamba	S:6°02'11,2"/W:76°58'26,2"	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J.	Enero - 2008
Lamas	Lamas	-	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J.	Enero - 2008
Huallaga	Saposo	S:6°56'21,8"/W:76°46'18,8"	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J.	Enero - 2008
	Piscocoyacu	-	<i>M. capillaceus</i>	Ramirez, R. y Calderón, J.	Enero - 2008
Dpto. de Huánuco					
Leoncio Prado	Tingo María -Castilla	S:9°16'39,6"/W:76°00'41,9" S:9°16'30,5"/W:76°00'54,3"	<i>M. capillaceus</i>	Borda, V. y Congrains, C.	Octubre - 2009
	Tingo María Picuroyacu Bajo	S:9°17'01,9"/W:76° 01' 0,2"	<i>M. capillaceus</i>	Borda, V. y Congrains, C.	Octubre - 2009
	Aucayacu	S:8° 55'31,5"/W:76° 06' 44"	<i>M. capillaceus</i>	Borda, V. y Congrains, C.	Octubre - 2009
Huánuco	Huánuco	x	x	x	x
Ambo	Ambo	S:10°07'43,0"/W:76°12'48,1"	<i>M. separabilis</i>	Borda, V.	Octubre - 2009
	Tomayquichu a	S:10°06'20,2"/W:76°12'36,3"	<i>M. separabilis</i>	Borda, V.	Octubre - 2009
Dpto. de Cusco					
Calca	Calca	x	x	x	x
	Lares	x	x	x	x
Urubamba	Urubamba	x	x	x	x
La Convención	Quillabamba	S:12°52'42,2"/ W:72°41'41,4" S:12°52'26,3"/ W:72°42' 7,3" S:12°53'09,8"/ W: 72°41'27,5"	<i>M. capillaceus</i>	Borda, V.	Marzo - 2009
	Echarate	S:12°46'11,4"/ W: 72°32'21,7"	<i>M. capillaceus</i>	Borda, V.	Marzo - 2009

(-): coordenadas no disponibles

(X): no se encontraron especímenes

A



C



B



D



Figura 1. Hábitat de las poblaciones de *M. capillaceus*. (A) *M. capillaceus* morfotipo “San Martín”. (B) Chacra de Juan Guerra – San Martín (222 msnm). (C) *M. capillaceus* morfotipo “Huánuco”. (D) Chacra de Tingo María – Huánuco (654 msnm).

A



C



B



D



Figura 2. Hábitat de las poblaciones de *M. capillaceus* y *M. separabilis* (A) *M. capillaceus* morfotipo “Cusco”. (B) Quillabamba – Cusco (1138 msnm). (C) *M. separabilis*. (D) Ambo – Huánuco (2054 msnm).

5.2. Análisis morfológico

La descripción de la concha y de la parte blanda se realizó en base a los topotipos de cada especie. En el caso de *M. capillaceus*, la procedencia del topotipo fue Moyobamba, en el dpto. de San Martín, por corresponder a una de las primeras localidades donde fue reportada por Pfeiffer en 1855. Para *M. separabilis*, la procedencia del topotipo fue Ambo, en el dpto. de Huánuco, por ser una de las primeras localidades donde fue reportada por Bequaert (1948). Cada una de las descripciones está acompañada de una comparación con los diferentes morfotipos encontrados en diferentes localidades o departamentos.

5.2.1. La concha y su variabilidad:

En base a los especímenes colectados y custodiados en la colección malacológica de MUSM, se describieron las principales características de la concha de *M. capillaceus* y *M. separabilis*, entre éstas, las características de la protoconcha, características de su superficie, la disposición de sus suturas, la variabilidad intraespecífica y sus estadísticos descriptivos básicos (valor mínimo, valor máximo, media y desviación estándar) de las medidas de largo de la concha, diámetro mayor, longitud de la espira, posición del diámetro mayor, largo de la apertura, ancho de la apertura, ancho lateral y número de vueltas. La terminología empleada se basó en Burch (1962).

5.2.2. Morfología de la parte blanda:

Se evaluó la anatomía externa e interna. El análisis de la anatomía externa se enfocó en la descripción y la comparación de las principales características externas de la parte blanda de *M. capillaceus* y *M. separabilis*, se describieron las características de los apéndices alrededor de la boca, ubicación del gonoporo y coloración del espécimen vivo.

Para el análisis de la anatomía interna, las disecciones de los especímenes se realizaron según lo propuesto por Beaumont y Cassier (1970), para disecciones de gasterópodos y la terminología empleada se basó en Leme (1973) y Gómez (2001).

Las disecciones se iniciaron con un corte alrededor del borde del manto, empezando por el pneumostoma hasta llegar al extremo izquierdo posterior del borde del manto, de esta manera se pudo levantar el manto y apreciar el techo del pulmón.

Retirando el piso del pulmón y demás epitelios que cubren la glándula digestiva y la gónada, se pudo observar los sistemas digestivo y reproductor, los cuales se encuentran bastante superpuestos por lo cual se tuvo el mayor cuidado a la hora de aislarlos. En el caso del sistema digestivo, se aisló completo para su posterior descripción. En el caso del sistema reproductor, se extrajo completo para su posterior descripción y se evaluaron los estadísticos básicos de las siguientes medidas: longitud total del pene, longitud del epífalo, longitud del músculo retractor del pene, longitud del flagelo, longitud de la vagina, longitud del oviducto libre, longitud del divertículo del oviducto, longitud del conducto de la bursa espermatolítica, longitud del espermioviducto, longitud del saco glandular anexo, diámetro del saco glandular anexo y longitud del conducto hermafrodita.

La glándula pediosa, “encargada de secretar la baba” y que ha sido ampliamente caracterizada en la familia de babosas terrestres Veronicellidae, se describió en características de forma, tamaño y posición.

5.3. Análisis de alometría:

Se realizó un análisis alométrico con la concha de especímenes neonatos, juveniles, subadultos y adultos de las poblaciones de *M. capillaceus* (San Martín y Cusco) y *M. separabilis*. Se evaluaron los cambios en dimensiones de la concha relacionando el crecimiento en diámetro mayor con respecto a la altura de la concha. Con esto se estableció el rango de tamaño que presentan estas dos especies en todo su tiempo de vida, además se establecieron diferencias en el crecimiento a nivel interespecífico (*M. capillaceus* y *M. separabilis*) e intraespecífico (los morfotipos de *M. capillaceus*).

Las variables consideradas fueron la “altura de la concha”, como variable independiente (“x”) y el “diámetro mayor de la concha” como variable dependiente (“y”). La relación entre altura y diámetro mayor de la concha representa una curva potencial (Figura 3), la cual fue descrita por Gould (1966 a y b) y cuya ecuación sería la siguiente:

$$Y = aX^b \quad \dots(1)$$

Donde:

X: variable independiente (Altura de la concha)

Y: variable dependiente (diámetro mayor de la concha)

a: valor de Y cuando X = 0

b: parámetro alométrico

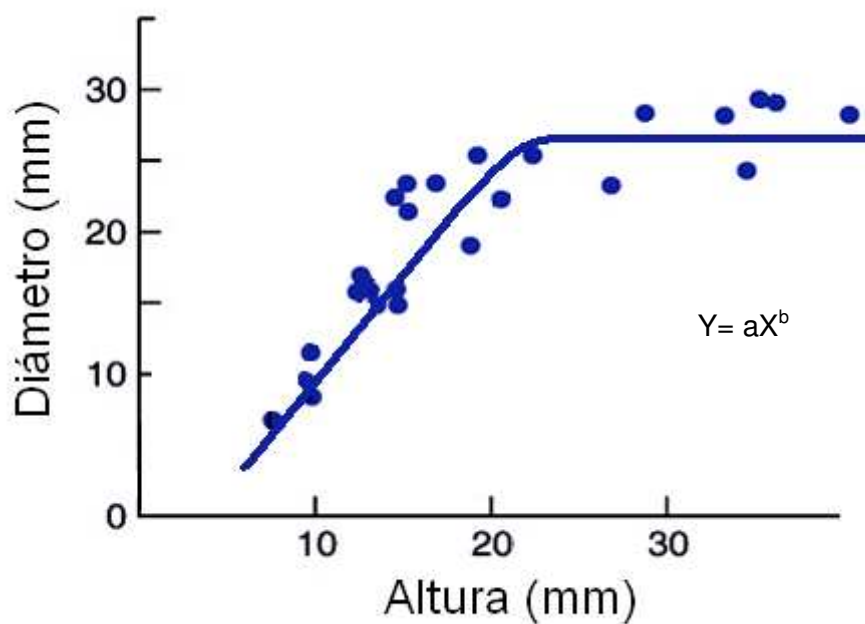


Figura 3. Representación de una ecuación potencial (curva de alometría)

La ecuación (1) fue linealizada mediante su conversión a logaritmo en base 10 para obtener la ecuación de una recta. La ecuación de esta recta sería:

$$\text{Log } y = \text{Log } a + b \text{ Log } x \quad \dots(2)$$

Su representación gráfica sería la siguiente:

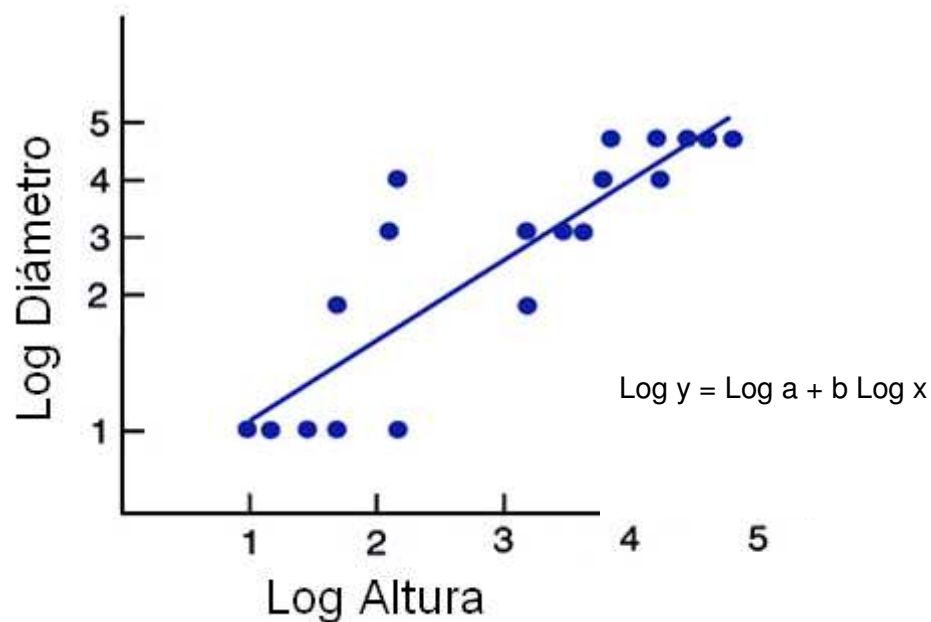


Figura 4. Representación de una ecuación lineal (recta de alometría)

La constante “b” es denominada parámetro alométrico porque indica la tendencia que sigue la población en cuando a su crecimiento. Es de importancia obtener este parámetro pues nos ayudaría a distinguir entidades taxonómicas. Para obtener estas constantes, se realizó una regresión lineal con los datos logaritmizados de la altura y del diámetro mayor de la concha para los morfotipos “San Martín” y “Cusco” de *M. capillaceus* y *M. separabilis*

5.4. Análisis multivariado:

Para poder establecer relaciones de similitud entre las poblaciones de *Megalobulimus capillaceus* y entre especies, *M. capillaceus* con *M. separabilis*, se analizaron las medidas de la concha y sistema reproductor empleando individuos colectados durante el desarrollo de la presente tesis y también los custodiados en la colección malacológica del Departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural de UNMSM (MUSM), correspondiente a los departamentos de San Martín, Huánuco y Cusco.

Para el análisis morfométrico de las conchas, se tomaron imágenes digitales y sobre ellas se tomaron las siguientes medidas: Altura de la concha (AC), diámetro mayor (DM), longitud de la espira (ESP), posición del diámetro mayor a partir del ápex (PDM), largo de la abertura (LB), ancho de la abertura (AB), diámetro lateral (DL) y número de vueltas (NV). Ver figura 5a y 5b. Sólo se tomaron en consideración las conchas completas de individuos adultos de *M. capillaceus* y *M. separabilis*. En estas especies, los individuos adultos son identificados por la presencia de un peristoma engrosado y de coloración rosada. Se emplearon también las conchas de *M. lorentzianus* y *M. musculus*, presentes en la colección del MUSM, por ser muy similares a las especies estudiadas, según la literatura (Bequaert, 1948).

Para el análisis morfométrico de los sistemas reproductores se tomaron imágenes digitales y se obtuvieron las siguientes medidas: longitud total del pene (Lpn), longitud del epífalo (Lep), longitud del músculo retractor del pene (Lmr), longitud del flagelo (Lfl), longitud de la vagina (Lvg), longitud del oviducto libre (Lov), longitud del divertículo del oviducto (Ldov), longitud del conducto de la bursa espermatolítica (Lcb), longitud del espermioviducto (Leo), longitud del saco glandular anexo (Lsg), diámetro del saco glandular anexo (Dsg) y longitud del conducto hermafrodita (Lch). Ver Figura 5c.

Las medidas fueron tomadas a partir de imágenes digitales obtenidas usando una cámara Nikon Coolpix S560. Las medidas de las imágenes digitales fueron determinadas empleando el programa NIH IMAGE public domain (version 1.63, <http://rsb.info.nih.gov/nih-image>).

Las medidas de los sistemas reproductores y medidas de las conchas fueron sometidas al análisis de componentes principales (ACP) y análisis de funciones discriminantes canónicas (AFDC), los cuales fueron ejecutados en el programa SPSSv17.

El análisis de componentes principales (ACP) es un método de reducción de variables. Consiste en la creación de nuevas variables, llamadas componentes principales, a partir de un número mayor de variables iniciales. En cada uno de estos componentes principales se presenta parte de la varianza de cada una de las variables iniciales. Por lo tanto, al realizar un gráfico bivariado con estas componentes se podrá observar una mejor relación entre los individuos (Timm, 2002).

El análisis de funciones discriminantes canónicas (AFDC) es un método de agrupamiento. Previo al análisis, existe designación *a priori* de los individuos del

estudio a distintos grupos. Durante el análisis, se reduce la variabilidad intragrupal y se aumenta la intergrupala, de esta manera se facilita el reconocimiento de las variables que distinguen a los grupos (Timm, 2002).

Para el análisis multivariado de la concha, se realizaron tres ejecuciones del análisis de componentes principales (ACP) y análisis de funciones discriminantes canónicas (AFDC) variando el conjunto de datos. El primer conjunto incluyó a todos los individuos de *Megalobulimus capillaceus*, *M. separabilis*, *M. musculus* y *M. lorentzianus*. El segundo conjunto incluyó a todos los anteriores menos a *M. lorentzianus*, en tanto que el tercer conjunto sólo incluyó a los individuos de *Megalobulimus capillaceus*.

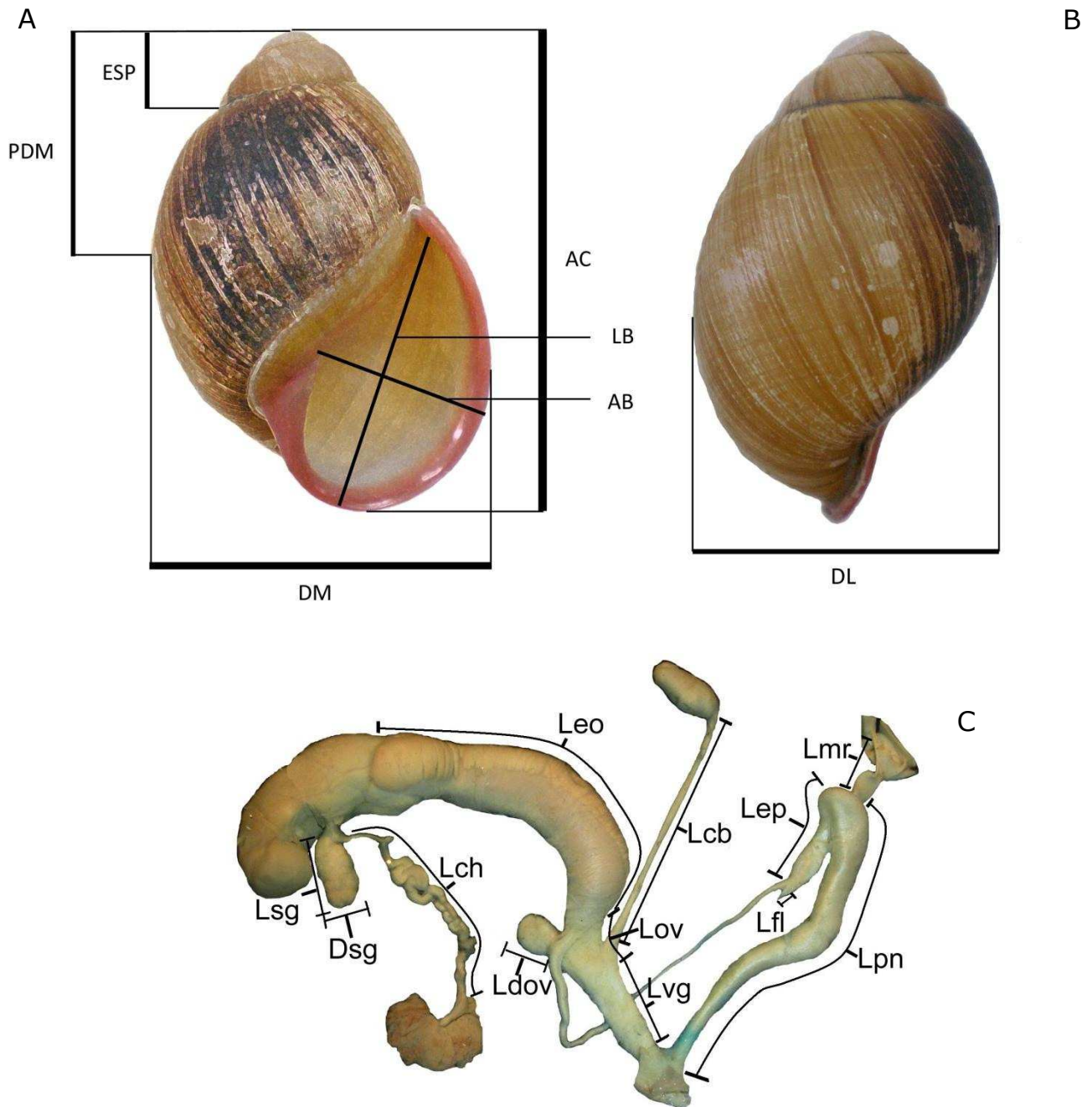


Figura 5. Medidas evaluadas para el análisis morfométrico de *M. capillaceus* y *M. separabilis*. (A) Medidas de la concha en vista frontal. (B) Medidas de la concha en vista lateral. (C) Medidas del sistema reproductor. Altura de la concha (AC), diámetro mayor (DM), longitud de la espiro (ESP), posición del diámetro mayor a partir del ápex (PDM), largo de la abertura (LB), ancho de la abertura (AB), diámetro lateral (DL). Longitud total del pene (Lpn), longitud del epífalo (Lep), longitud del músculo retractor del pene (Lmr), longitud del flagelo (Lfl), longitud de la vagina (Lvg), longitud del oviducto libre (Lov), longitud del divertículo del oviducto (Ldov), longitud del conducto de la bursa espermatológica (Lcb), longitud del espermioviducto (Leo), longitud del saco glandular anexo (Lsg), diámetro del saco glandular anexo (Dsg) y longitud del conducto hermafrodita (Lch).

5.5. Distribución geográfica:

Se levantó la información geográfica relacionada con *Megalobulimus capillaceus* y *M. separabilis* de fuentes bibliográficas, colecciones científicas del departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural de UNMSM, y los datos obtenidos de las colectas realizadas.

En el caso de la región San Martín, se evaluó el material colectado durante las salidas de campo realizadas como parte del proyecto multidisciplinario “Caracterización genómica de caracoles terrestres nativos (*Megalobulimus spp.*), como un sello de garantía para especies promisorias, y caracterización química de su baba” a cargo de la Dra. Rina Ramírez, el cual está correctamente georeferenciado.

En el caso de Huánuco y Cusco se evaluaron las localidades mencionadas en la tabla 1. Actualmente, el material colectado forma parte del material de la colección del departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural de la UNMSM.

Asimismo, se realizó una revisión *in silico* de toda la información referida a datos, lugar, fecha y número de individuos vivos y conchas de colecta de *Megalobulimus capillaceus* y demás especies del género, que están presentes en las colecciones electrónicas puestas en la red por el Field Museum of Natural History (FMNH) de Chicago (<http://www.fieldmuseum.org>), Florida Museum of Natural History (FLMNH) (<http://www.flmnh.ufl.edu>) y Museum of Comparative Zoology of Harvard University (MCZ) en Massachusetts (<http://www.mcz.harvard.edu>), Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP) (<http://www.ansp.org>), todos estos ubicados en Estados Unidos, y la red de bases de datos GBIF (Global Biodiversity Information Facility) ubicada en Copenhague, Dinamarca (<http://data.gbif.org/species/>).

Con toda esta información se trazó el rango de distribución para *M. capillaceus* y *M. separabilis* y para luego ser visualizados en mapas a través del programa DIVA – GIS 7.3 (<http://www.diva-gis.org/>). Además se empleó los datos climáticos (Temperatura y Precipitación) de la Base de datos climáticos de DIVA – GIS para cada una de las localidades evaluadas y se caracterizaron las zonas de vida basado en el Sistema de Holdridge.

6. Resultados

En base a una profunda revisión de la literatura, de las colecciones malacológicas del Museo de Historia Natural de UNMSM, Field Museum of Natural History (FMNH), Florida Museum of Natural History (FLMNH) y Museum of Comparative Zoology (MCZ), se confirma que para el Perú están reportadas sólo dos especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo. Estas son *M. capillaceus* (Pfeiffer, 1885) y *M. separabilis* (Fulton, 1903). La primera ha sido reportada para varios países del Neotrópico entre ellos: Brasil, Bolivia, Paraguay y Perú. En tanto que *M. separabilis* sólo ha sido reportada para Perú.

Existen escasas descripciones para la parte blanda de *Megalobulimus*. Entre éstas se ha descrito la genitalia de *M. oblongus* (Semper y Simroth, 1894; Baker 1926) *M. lorentzianus* (Hylton – Scott 1939), *M. ovatus*, y *M. lopesi* (Leme 1989), *M. abbreviatus* (Thomé *et al.*, 1994) y *M. popelairianus* (Schileyko, 1999). El complejo paleal se ha descrito para *M. oblongus* y *M. maximus* por Semper y Simroth (1894). Además, para *M. lorentzianus* (Hilton – Scott, 1939) y *M. abbreviatus* (Thomé *et al.*, 1994) se ha descrito el complejo paleal, sistema digestivo y glándula pedal. Resulta necesario contemplar nuevos caracteres que permitan una eficiente diagnosis de estas especies con el fin de contribuir al conocimiento de la biodiversidad del Perú, como base para futuros estudios enfocados en comprender sus relaciones evolutivas y ecológicas.

6.1. Morfología

6.1.1. *Megalobulimus capillaceus* (Pfeiffer 1855)

A partir de una descripción de las características de la concha y parte blanda (genitalia, sistema digestivo y complejo paleal) de un topotipo, procedente de Moyobamba, y su comparación con otras poblaciones, se presenta la siguiente recaracterización para *M. capillaceus* en el Perú.

6.1.1.1. Descripción de la concha:

La presente descripción resalta las características asignadas por Pfeiffer en la descripción original y revisadas por Bequaert (1948), además aporta con la descripción de los morfotipos existentes por departamento.

Morfotipo “San Martín” (Tabla 2, Tabla 3, Fig.6, Fig. 7 A, B y C): Concha ovalada – cónica y pequeña (55 – 66 mm) (Tabla 2). El diámetro mayor se ubica casi a la mitad del largo de la concha. Las primeras vueltas embrionarias son aplanadas, mientras que las dos últimas se van ampliando en volumen. Presentan costillas que se van haciendo débiles y deformes conforme se avanza en las vueltas post-embrionarias. Entre cada una de estas costillas se presentan pequeñas granulaciones que nacen desde la vuelta 2,6 y que pueden llegar hasta muy cerca de la vuelta corporal. Estas granulaciones presentan una disposición espiral, se ubican en filas paralelas y las más conspicuas están muy próximas a las suturas entre las vueltas embrionarias. Presenta suturas profundas. La disposición de la sutura de la vuelta corporal no es paralela a la sutura anterior. La abertura de la concha es elipsoide. El peristoma presenta coloración roja y puede variar en grosor así como en la intensidad. El ombligo está cerrado por el labio interno. El periostraco presenta coloración naranja – marrón. Muchas veces, la cara frontal de la vuelta corporal presenta una mancha negra.

Estas mismas características fueron observadas en la concha de los especímenes de las demás localidades muestreadas en el departamento de San Martín, por ello, estos especímenes fueron agrupados bajo el nombre de Morfotipo “San Martín”.

Morfotipo “Huánuco” (Tabla 2, Tabla 3, Fig.4, Fig. 5 D, E y F): Concha ovalada – cónica, muy similar al morfotipo San Martín, pero ligeramente más grandes, en promedio.

Morfotipo “Cusco” (Tabla 2, Tabla 3, Fig.4, Fig. 5 G, H e I): Concha elongada - cónica, presentan espira alargada, abertura de la concha más alargada y un mayor número de vueltas. Presenta suturas poco profundas. Además, en una vista posterior de la concha de la mayoría de individuos, se puede apreciar que la sutura de la vuelta corporal y la que la precede son casi paralelas.

Tabla 2. Estadísticos básicos de la concha de *Megalobulimus capillaceus* por morfotipo.

Morfotipo “San Martín” (n = 58)	Min.	Max.	Media	D.E.
Altura	55	66	60.22	2.38
Diámetro mayor	37.3	47.9	41.68	1.96
Posición del diámetro mayor	23.38	31.58	26.86	1.57
Longitud de la espira	7.4	12.9	9.59	1.1
Altura de la abertura	28.97	37.67	33.16	1.6
Ancho de la abertura	17.07	22.57	19.49	1.07
Diámetro Lateral	34.88	41.7	37.85	1.42
Número de vueltas	5	5.5	5.23	0.11

Morfotipo “Huánuco” (n = 22)	Min.	Max.	Media	D.E.
Altura	59	67	63.5	2.2
Diámetro mayor	41.1	45.3	43.11	1.22
Posición del diámetro mayor	25.56	30.32	28.12	1.57
Longitud de la espira	7.35	11.15	9.35	1.12
Altura de la abertura	32.82	37.86	35.62	1.15
Ancho de la abertura	19.27	21.98	20.65	0.57
Diámetro Lateral	37.2	40.88	39.07	1.15
Número de vueltas	5.1	5.5	5.29	0.09

Morfotipo “Cusco” (n = 18)	Min.	Max.	Media	D.E.
Altura	61	70	65.66	2.42
Diámetro mayor	40	44.5	42.41	1.19
Posición del diámetro mayor	28.87	35	31.63	1.75
Longitud de la espira	10.48	15.68	12.39	1.27
Altura de la abertura	29.78	36.14	33.96	1.71
Ancho de la abertura	17.89	20.81	19.04	0.83
Diámetro Lateral	35.64	39.60	37.29	0.97
Número de vueltas	5.3	5.9	5.53	0.15

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de la muestra.

Tabla 3. Proporciones de la concha de cada uno de tres morfotipos de *Megalobulimus capillaceus*.

Proporciones	Diámetro mayor de la concha / Altura de la concha	Ancho de la abertura / Altura de la abertura
Morfotipo "San Martín"	0.692	0.588
Morfotipo "Huánuco"	0.679	0.580
Morfotipo "Cusco"	0.646	0.561

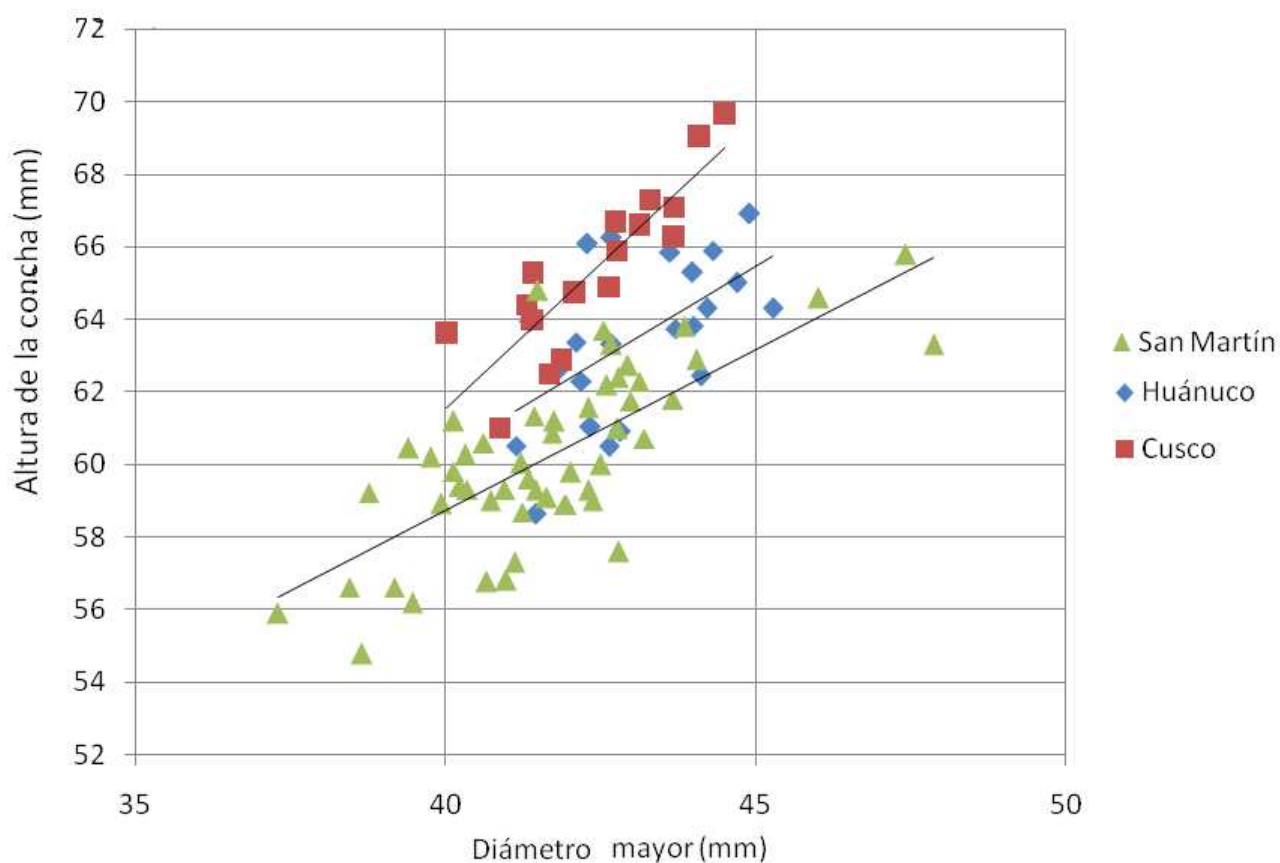


Figura 6. Gráfico bivariado entre la altura y el diámetro mayor de la concha de los tres morfotipos de *Megalobulimus capillaceus*, se muestran las tendencias de los tres morfotipos.

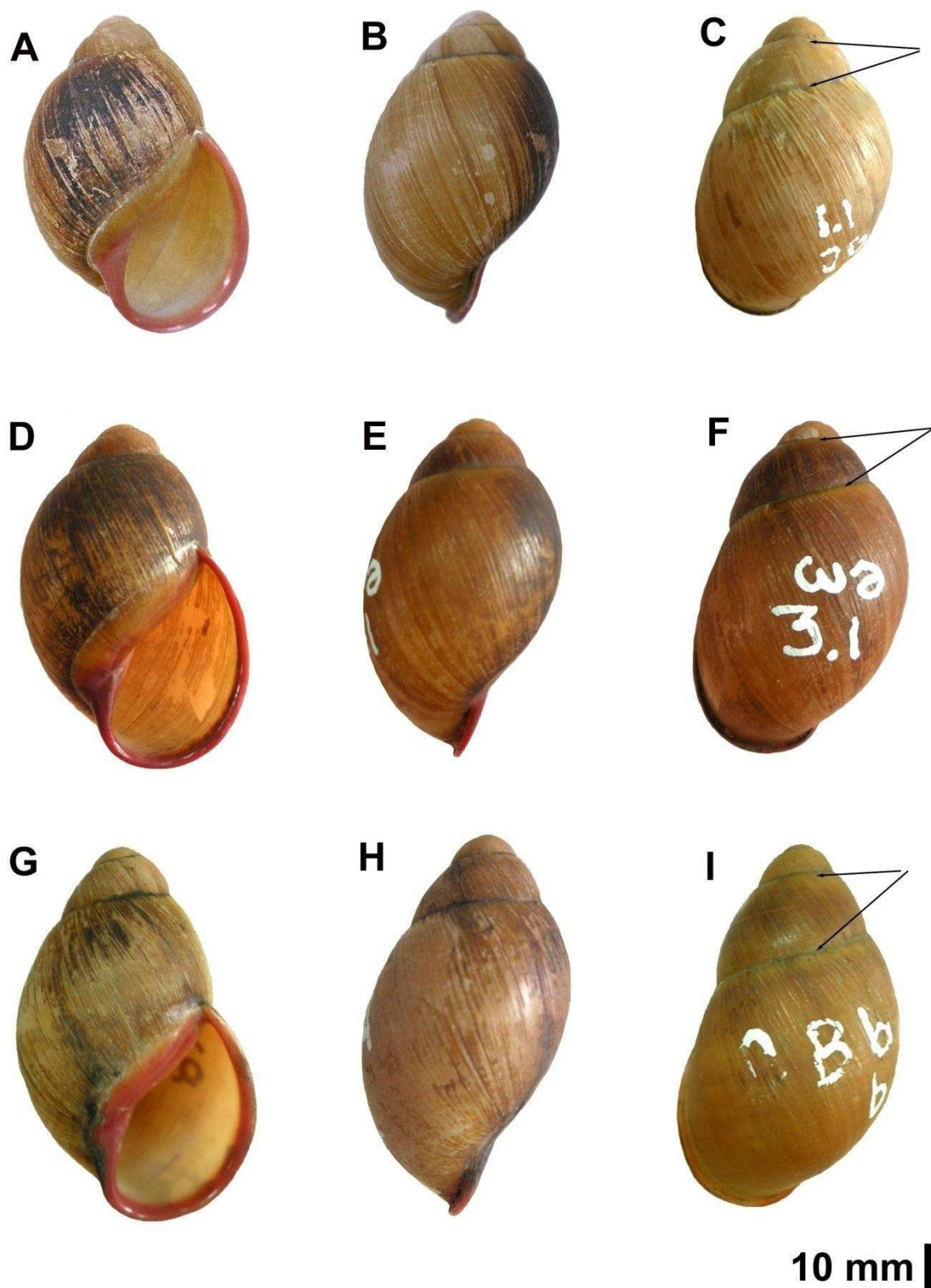


Figura 7. Morfotipos de *M. capillaceus* en vista frontal y lateral. (A), (B) y (C) Morfotipo “San Martín” (Juan Guerra). (D), (E) y (F) Morfotipo “Huánuco” (Aucayacu). (G), (H), (I) Morfotipo “Cusco” (Echarate). Las flechas señalan la disposición de las suturas.

6.1.1.2. Morfología de la parte blanda:

Los especímenes presentaron un pie amplio con una coloración variable que va desde una coloración plomo tenue hasta una amarillenta opaca. El borde anterior del pie presenta un par de proyecciones conocidas como barbelos y que conforman una sinapomorfia para el género (Leme, 1973). Dichos barbelos se encuentran en posición ventral a los tentáculos anteriores y rodean a la boca. En el borde anterior de los barbelos se forman unas lobulaciones que pueden ser entre seis a siete. En posición ventral a la boca, entre la boca y el pie se encuentra un pliegue, en cuyo fondo está la abertura de la glándula pedal. El gonoporo se ubica en la región lateral derecha del pie debajo del tentáculo posterior derecho; en algunos casos puede llegar a observarse, en vez de un solo orificio, dos aberturas las cuales corresponden a los extremos terminales de la parte masculina y la femenina independientemente, debido al ínfimo tamaño del atrio genital. En características externas, los morfotipos no presentan diferencias evidentes.

6.1.1.2.1. Sistema reproductor:

Morfotipo “San Martín”: Sistema reproductor simple. El ovotestis, también llamado glándula hermafrodita o gónada, está adosada a la cara interna del lóbulo posterior de la glándula digestiva; está constituida por una serie de acinos glandulares que desembocan en un conducto hermafrodita. Este conducto es considerablemente largo y se diferencia en tres regiones. La primera, en la parte proximal, se caracteriza por ser recta y sin circunvoluciones, la segunda región es retorcida y dilatada, y la tercera es recta sin circunvoluciones. Las proporciones de estas tres regiones pueden variar, pero siempre predomina la segunda región.

La parte distal de este conducto desemboca en el talón. Éste es una estructura esférica, la cual se encuentra adosada a la parte basal del saco glandular anexo (Figura 8). El talón presenta una pared gruesa e internamente está compuesto por dos cámaras (Figura 9A). Una de ellas está conectada directamente con el conducto hermafrodita, presenta una superficie rugosa y se abre hacia un conducto que se dirige hacia el espermioviducto. Ésta se considera la cámara de fecundación, dada la conexión directa con el ovotestis a través del conducto hermafrodita. La segunda cámara no presenta conexión alguna con la primera cámara ni con el conducto hermafrodita. Presenta superficie muy plegada y su volumen es mayor al de la primera; se abre en el mismo conducto en el que se abre la primera cámara. Esta

cámara posiblemente sea la espermateca ya que por su superficie interna muy plegada facilitaría el almacenamiento del alosperma. A todo este conjunto (cámara de fertilización + espermateca) se le denomina Complejo de la espermateca – bolsa de fertilización (CEBF), también denominado “talón” o bolsa de fertilización (Chase y Darbyson, 2008).

El conducto común en el cual estas dos cámaras confluyen está dentro de uno que también recibe las secreciones de la glándula de la albumina y del saco glandular anexo.

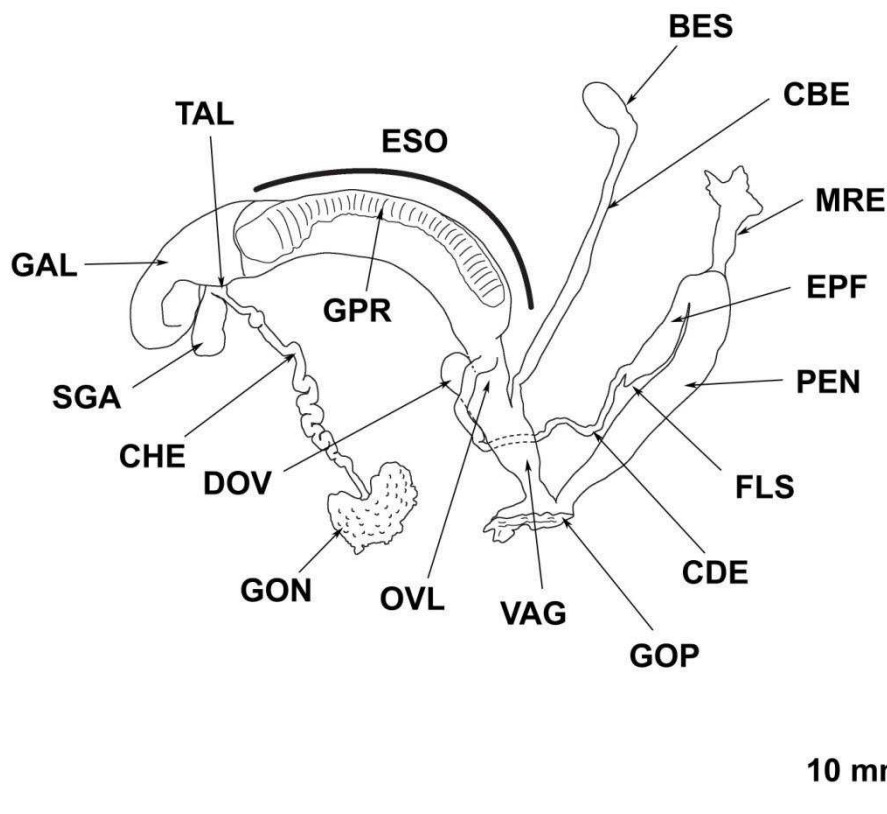


Figura 8. Genitalia de *Megalobulimus capillaceus* procedente de Moyobamba – San Martín. PEN: pene; EPF: epífalos; FLS: flagelos; MRE: músculo retractor del pene; CDE: conducto deferente; VAG: vagina; OVL: oviducto libre; DOV: divertículo del oviducto libre; CBE: conducto de la bursa espermatolítica; BES: bursa espermatolítica; ESO: espermioviducto; GPR: glándula prostática; GAL: glándula de albúmina; SGA: saco glandular anexo; TAL: Talón; CHE: conducto hermafrodita; GON: gónada; GOP: gonoporo.

El saco glandular anexo se encuentra adosado a la región cóncava de la glándula de la albúmina. Es una bolsa ciega, piriforme, alargada y con apariencia granular (Figura 9B). Su pared es gruesa (0,5 mm) y la superficie interna presenta aspecto glandular y rugosa con pequeñas concavidades. En la parte basal de su superficie interna, presenta pilasteres que se van ramificando y anastomosando formando un enmarañado en la superficie de la parte apical. En los individuos de San Martín y Huánuco, uno de estos pilasteres es ligeramente más desarrollado tanto en grosor

como altura, mientras que en la espermateca del espécimen de Cusco, todos se presentaron homogéneos.

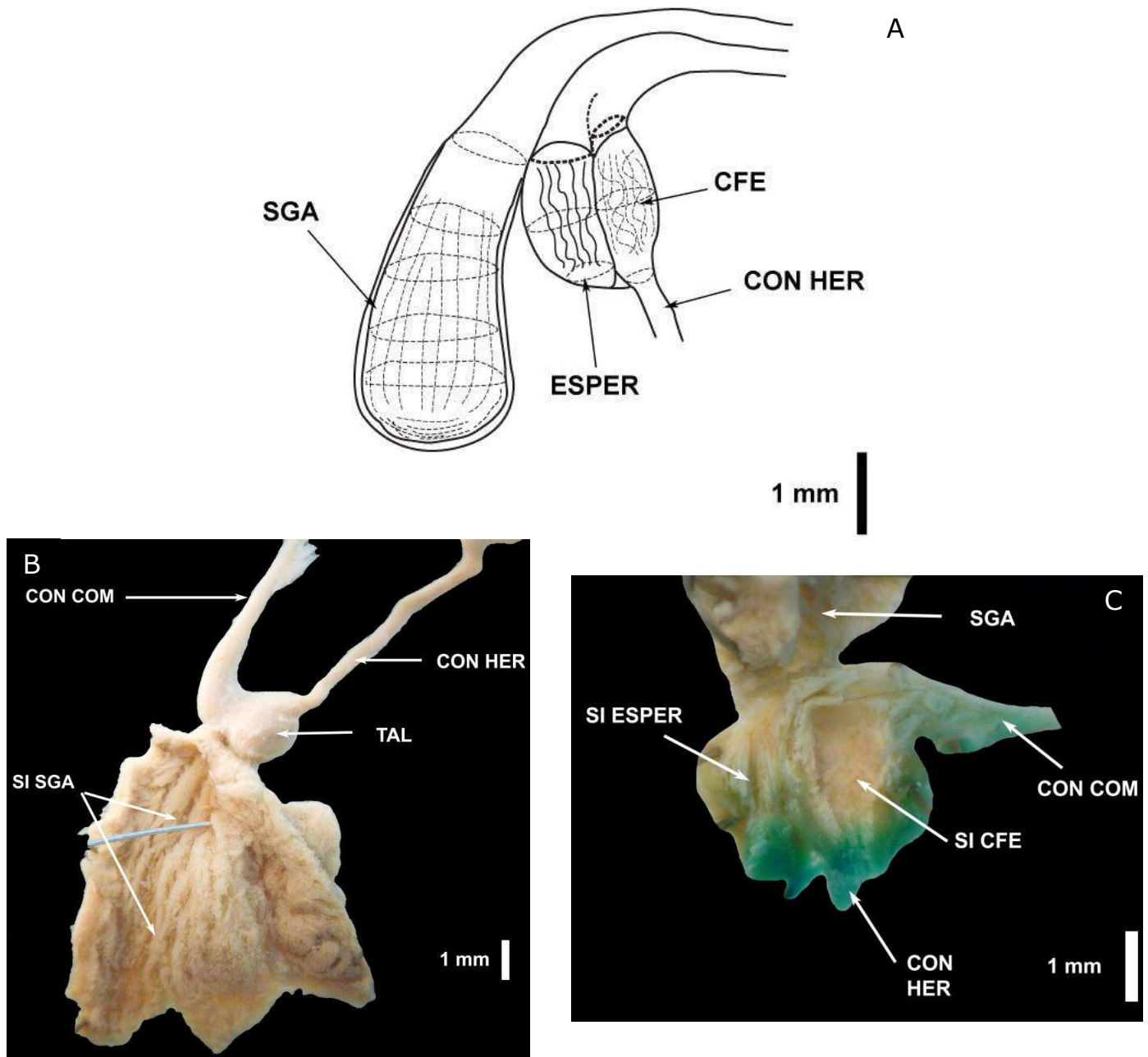


Figura 9. Complejo de la espermateca – Bolsa de Fertilización. *Megalobulimus capillaceus* (Juan Guerra – San Martín). (A) Modelo del Talón + saco glandular anexo en *M. capillaceus*. (B) Disección del Saco glandular anexo. (C) Disección del Talón, se observa la cámara de fertilización (CFE) y a la izquierda la espermateca (ESPER). CON COM: Conducto común; CON HER: Conducto hermafrodita; SI CFE: Superficie interna de la cámara de fertilización; SI SGA: Superficie interna del saco glandular anexo; SI ESFER: Superficie interna de la espermateca.

La glándula de la albúmina tiene forma arriñonada, volumen variable y coloración cremosa. Tanto el talón, el saco glandular anexo como la glándula de la albúmina desembocan en el espermioviducto mediante un conducto común.

El espermioviducto presenta una forma alargada, pared muscular y aspecto glandular. A lo largo de una de sus caras internas se encuentra la glándula prostática, tiene color rosado y pliegues transversales (Figura 10). En la superficie interna del espermioviducto se distinguen dos zonas paralelas, una de ellas presenta una superficie con estrías muy marcadas, son longitudinales y se anastomosan cerca del extremo distal de esta estructura, mientras que la otra presenta pliegues transversales poco conspicuos. Ambas zonas presentan coloración cremosa. La glándula prostática, en el interior del espermioviducto, presenta varios conductos que discurren paralelamente entre sí y transversales a la longitud de la glándula prostática y desembocan independientemente en un canal ubicado a lo largo de la glándula prostática. Este canal colector, que viene desde la encrucijada, se continúa con el conducto deferente que primero discurre en un corto trecho dentro del espermioviducto para luego quedar expuesto sobre el oviducto libre.

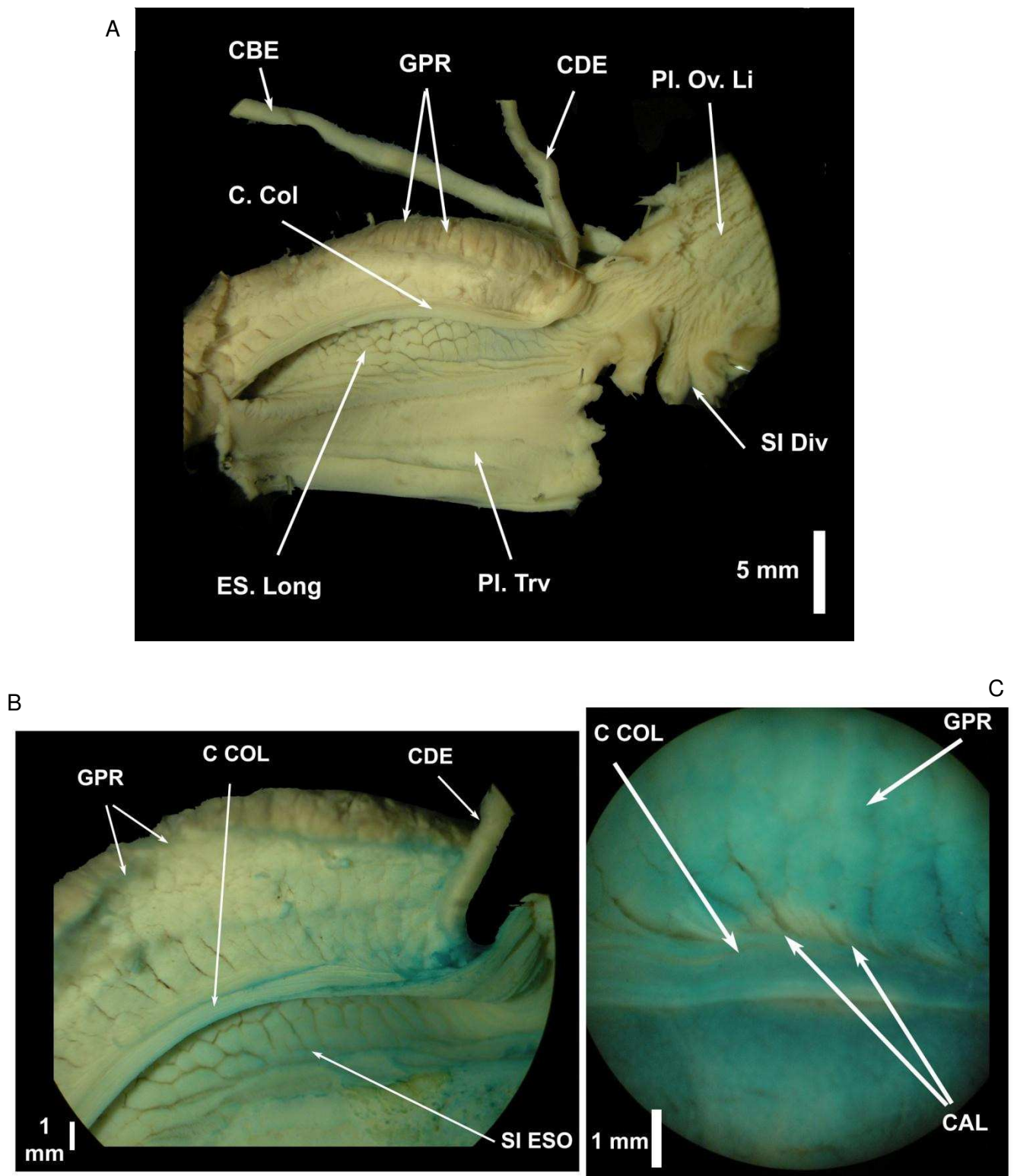


Figura 10. Características del interior del espermioviducto de un individuo de *Megalobulimus capillaceus* de Moyobamba (Dpto. San Martín). (A) vista de la superficie interna del espermioviducto (SI ESO). (B) Vista anterior de la glándula prostática. (C) Canal colector de la glándula prostática. CBE: conducto de la bursa espermatoidea; GPR: glándula prostática; C. Col: canal colector; CAL: Canalículos; CDE: Conducto deferente; ES. Long: pliegues longitudinales; Pl. Trv: pliegues transversales; SI Div: superficie interna del divertículo del oviducto libre; CDE: conducto deferente; Pl. Ov. Li: pliegues del oviducto libre.

Externamente, en la parte distal del espermioviducto se observa la separación inicial de la genitalia masculina y femenina, vistos como conducto deferente y oviducto libre, respectivamente. La parte femenina, iniciada por el oviducto libre es claramente muscular y presenta un divertículo externo a manera de bulbo que nace en la mitad de la longitud del oviducto, opuesto a la salida del conducto deferente. El oviducto tiene una superficie interna con numerosos pliegues gruesos, éstos son aun más gruesos en el divertículo del oviducto. Algunos de éstos se continúan en el interior del divertículo. El oviducto libre se continúa con la vagina, el límite entre el oviducto libre y la vagina se determina por la llegada del conducto de la bursa espermatorítica. La superficie externa de la vagina es similar al oviducto libre; la superficie interna presenta pliegues de mayor calibre que los del oviducto en su porción proximal, éstos van reduciendo su calibre conforme se aproximan al atrio genital. La distribución de estos pliegues llega a ser tan compleja que resulta muy dificultoso inferir un patrón sencillo para poder agrupar individuos (Figura 11). El conducto de la bursa espermatorítica es relativamente largo, en relación al espermioviducto, y delgado, finaliza en la bursa espermatorítica que presenta una forma de pera, cuyo volumen es variable y llega casi al extremo del espermioviducto.

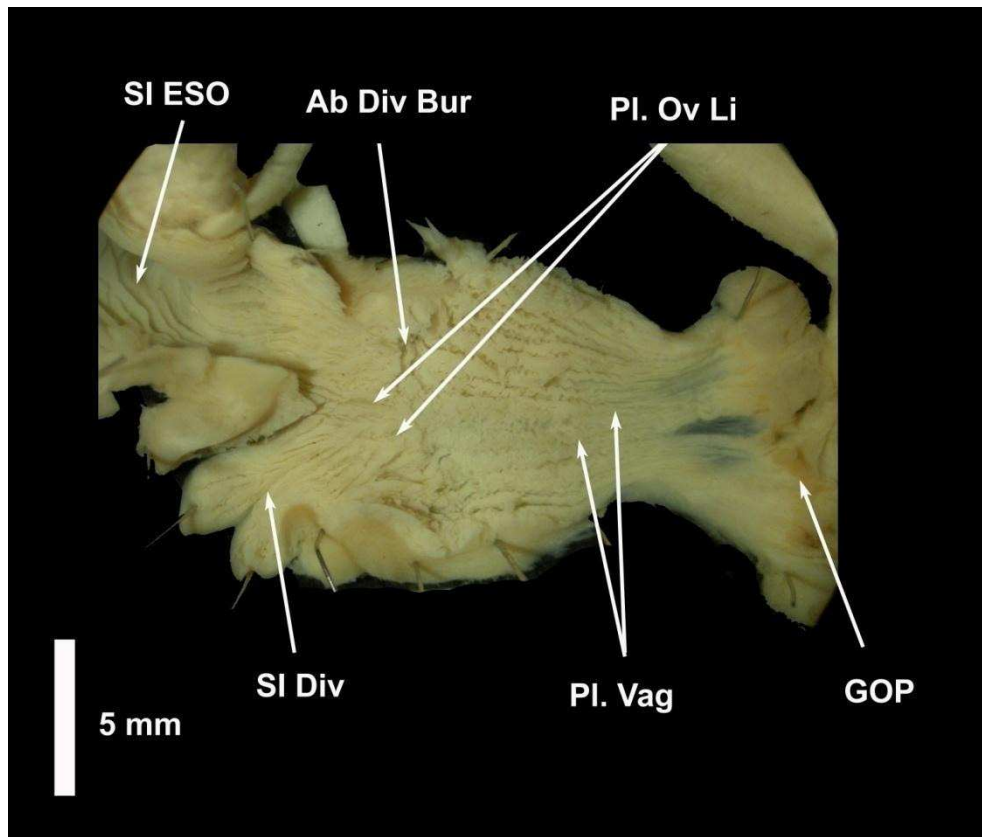


Figura 11. Características de la superficie interna del oviducto y vagina de un individuo de *Megalobulimus capillaceus* de Moyobamba (Dpto. San Martín). SI ESO: Superficie interna del espermioviducto; SI Div: superficie interna del divertículo del oviducto libre; Ab Div Bur: abertura del conducto de la bursa espermatolítica; Pl. Ov Li: pliegues del oviducto libre; Pl. Vag: pliegues de la vagina; GOP: gonoporo.

En general, la parte masculina está constituida por el conducto deferente, epífalo, pene y músculo retractor del pene. El conducto deferente es delgado y en su extremo distal se expande para formar el epífalo, el cual se encuentra adosado sobre la superficie del pene y sujeto a él por conectivos. El límite entre epífalo y el pene se observa como una curvatura donde también se inserta el músculo retractor del pene.

En detalle, la parte masculina se inicia con el conducto deferente, el cual está adosado a la pared del oviducto, vagina y pene y cubierta por tejido conectivo. Su superficie interna muestra pliegues cortos en todo su largo, presentan una disposición oblicua con respecto al eje del conducto deferente. Además presenta un pliegue longitudinal que se extiende a lo largo del eje del conducto deferente, presenta aspecto sinuoso. Se continúa con el epífalo, de aspecto muscular, y se encuentra plegado sobre el pene.

Tiene dos flagelos a manera de divertículos en la región proximal, al lado del punto donde llega el conducto deferente al epífalo siendo uno más grande que el otro o de igual longitud (Figura 12 A y B).

Internamente, el epífalo presenta una superficie con pequeñas granulaciones, además existe un piláster grueso que parte de la zona proximal y se bifurca al finalizar el primer quinto de la longitud del epífalo. Los pilásteres originados presentan superficies homogéneas, su grosor disminuye conforme se aproximan al extremo distal del epífalo presentándose, a este nivel, casi al ras de la superficie interna del epífalo, juntándose para volver formar un solo piláster. Se observa la presencia de un tercer piláster, el cual abarca desde la mitad del epífalo hasta el límite con el pene, dicho piláster es ancho, pero está casi al ras de la superficie interna del epífalo por lo que puede pasar desapercibido (Figura 15A).

El límite del pene con el epífalo se puede diferenciar tanto externa como internamente. Externamente se diferencia por una curvatura que marca el final del epífalo y el inicio del pene y por el ensanchamiento brusco que sigue a una corta reducción del diámetro, después del epífalo. Internamente, el pene se diferencia del epífalo por un brusco aumento del número de pliegues y además por tener superficie más rugosa.

El pene, externamente, tiene aspecto muscular, presenta forma cilíndrica (Figura 8). Internamente, el número de pilasteres del pene aumenta conforme se acercan al centro de pene, además el grosor de éstos disminuye hasta tener un relieve menor casi al nivel de la superficie interna del pene (Figura 12 C).

El músculo retractor del pene se inserta al pene en un solo punto. Este punto de inserción tiene ubicación variable puesto que puede insertarse de manera apical o subapical al pene, pero siempre en relación a la curvatura entre el epífalo y el pene. El atrio genital, zona de conjunción de la parte femenina y masculina, es casi imperceptible por lo que se aprecian como dos poros independientes en la porción del gonoporo.

Entre los demás ejemplares analizados para el departamento de San Martín, en todos los individuos la vagina era más alargada en relación al oviducto libre (Tabla 4). Se presentaron cinco individuos cuyo flagelo más largo fue el derecho, mientras que dos individuos tuvieron al izquierdo como el más largo y otros dos fueron homogéneos. Por el contrario, un individuo “Juan Guerra 1 de 5”, presentó un único flagelo. En algunos

casos, éstos pueden ser tan pequeños que sólo se puede distinguir su presencia y su número mediante una disección del interior del epífalo. Las características internas del epífalo no fueron homogéneas. En dos individuos de Juan Guerra, los pilasteres del epífalo no llegaron a soldarse en su extremo distal, llegan juntos pero sin forman una unidad. La forma predominante del pene fue cilíndrica (Figura 12), aunque algunos individuos presentaron formas intermedias entre cilíndrica y cónica. La longitud promedio del pene para este morfotipo es 28.92 mm (Tabla 4). Internamente, el pene de todos los individuos de San Martín, presentan pilasteres que se anastomosan al finalizar el primer tercio del pene. Estos pilásteres presentan un aspecto más enmarañado. Se destaca que individuos de una misma localidad (Juan Guerra, San Martín) pueden tener patrones tan distintos con mínimas similitudes (Figura 16).

Morfotipo “Huánuco”: en los individuos analizados, la vagina era más alargada en relación al oviducto libre (Tabla 5). Tres individuos presentaron flagelos homogéneos, los otros dos presentaron flagelos de diferente tamaño. Las características internas del epífalo no fueron homogéneas, pero en todos, el grosor de los pilásteres del epífalo disminuye gradualmente conforme avanzan hacia el extremo distal, llegando casi al ras de las paredes internas del epífalo. En dos individuos de Tingo María, estos pilasteres permanecen juntos pero sin forman una unidad en su extremo distal. La forma predominante del pene fue cilíndrica (Figura 13) y el tamaño promedio fue 30.29 mm (Tabla 5). Internamente presentan pilasteres que se anastomosan al finalizar el primer tercio del pene. Éstos presentan una disposición enmarañada. Los individuos “Tingo María 1.9” y “Tingo María 1.17” muestran más similitud entre ellos que con el individuo “Tingo María 1.1” (Figura 17).

Morfotipo “Cusco”: de los individuos analizados, todos presentan al oviducto libre más largo que la vagina (Tabla 6). Tres de ellos presentaron flagelos del mismo tamaño mientras que en los otros dos el flagelo izquierdo fue el más grande, epífalo proporcionalmente más largo, en relación a los morfotipos San Martín y Huánuco (Tabla 7). En tres individuos, el grosor de los pilásteres del epífalo disminuye gradualmente conforme avanzan hacia el extremo distal, llegando casi al ras de las paredes internas del epífalo, a este nivel llegan juntos pero sin forman una unidad. La forma predominante del pene fue cónica o de garrote (Figura 14) y el largo promedio fue 21 mm (Tabla 6). Internamente, los pilásteres del pene se dividen al finalizar el primer tercio del pene. Los individuos de Quillabamba (Cusco) muestran mucha más similitud entre sí y algunas diferencias con el individuo de Echarate (Figura 17).

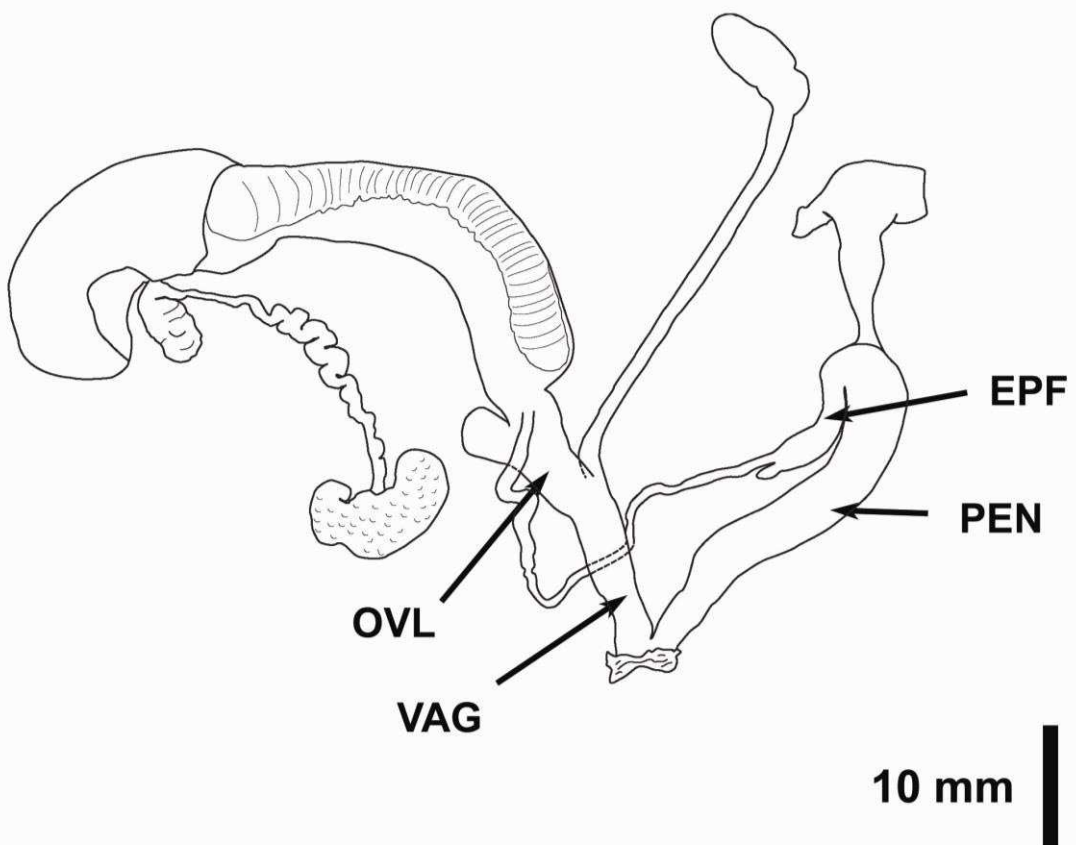


Figura 12. Genitalia de *M. capillaceus* procedente de (A) Juan Guerra y (B) Saposoa. EPF: Epífalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.

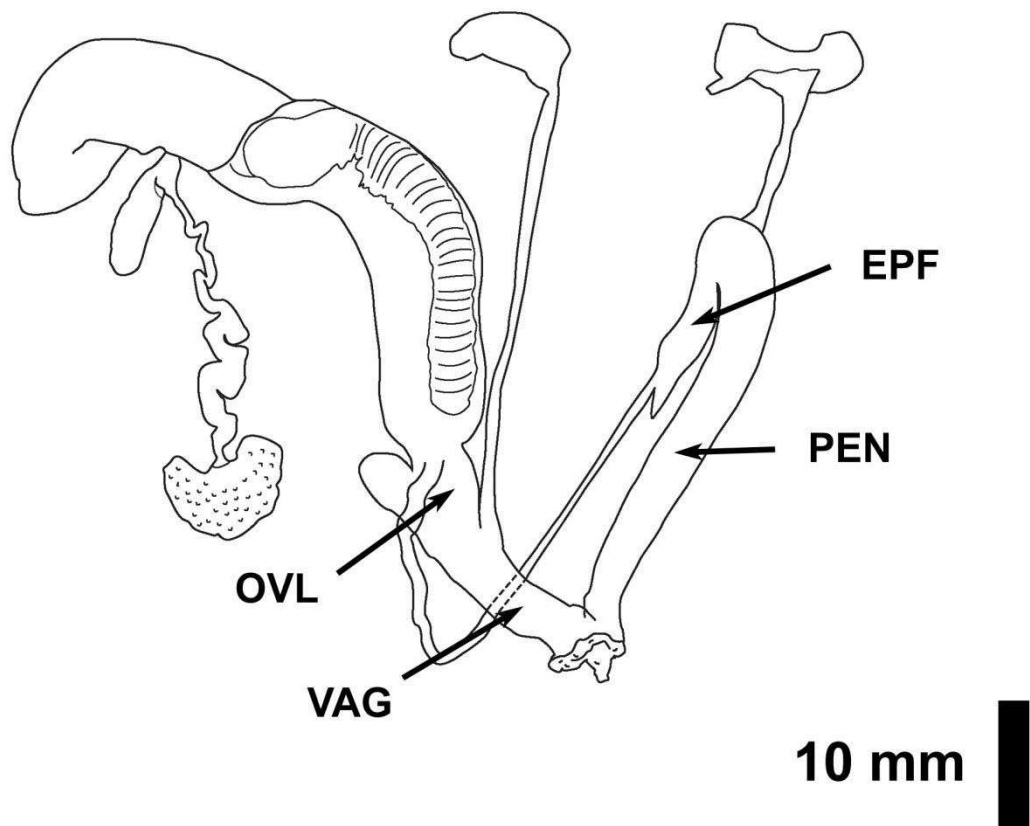
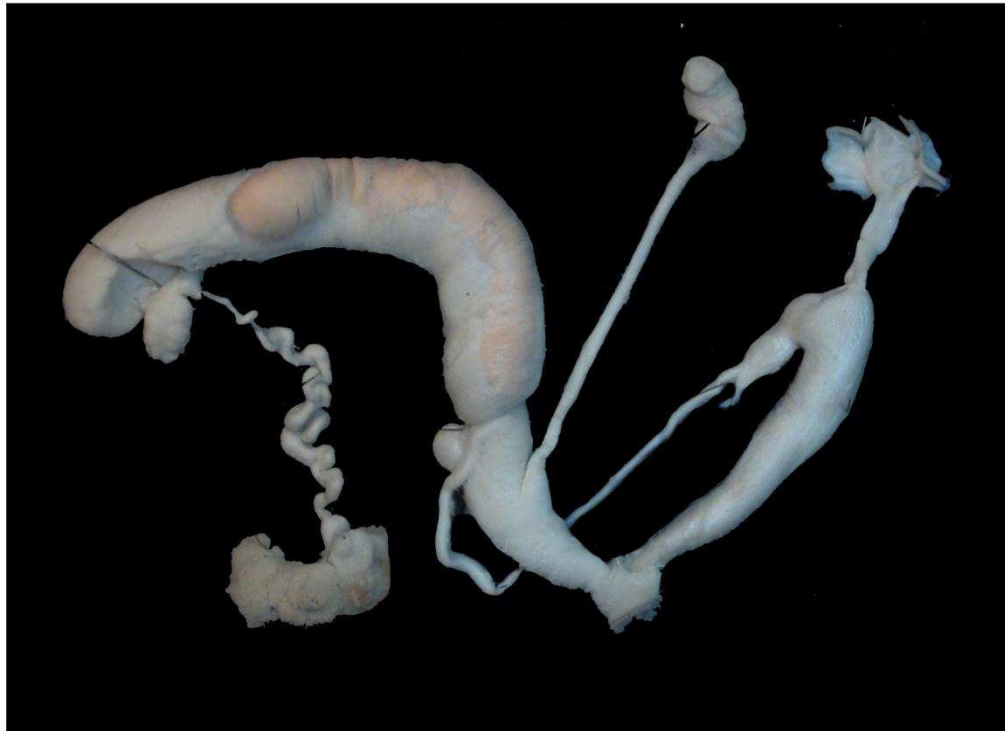
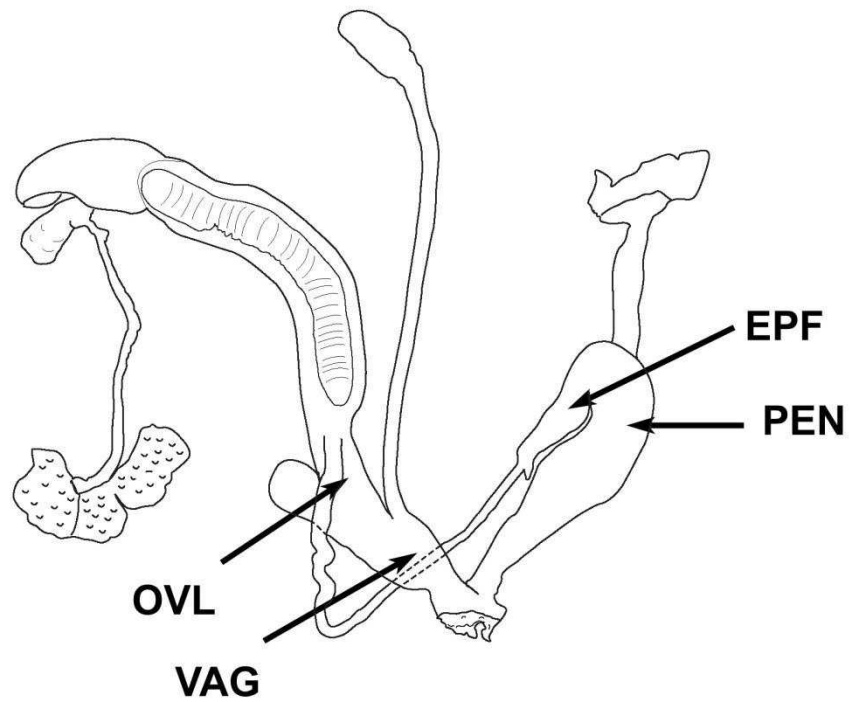


Figura 13. Genitalia de *M. capillaceus* procedente de (A) Aucayacu y (B) Tingo María. EPF: Epífalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.



10 mm

Figura 14. Genitalia de *M. capillaceus* procedente de (A) Echarate y (B) Quillabamba. EPF: Epifalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.

Tabla 4. Resumen de las variables de la genitalia para 11 individuos de *Megalobulimus capillaceus* procedentes de San Martín.

<i>Megalobulimus capillaceus</i> - San Martín (n = 11)	Min.	Max.	Media	D.E.
Longitud del pene	20.54	37.83	28.92	4.87
Longitud del epífalo	5.24	11.98	8.49	1.83
Longitud del músculo retractor del pene	3.88	12.49	8.25	2.56
Longitud del flagelo	0.57	2.33	1.36	0.45
Longitud de la vagina	5.09	13.06	9.47	2.41
Longitud del oviducto libre	5.34	8.93	7.63	1.06
Longitud del divertículo del oviducto	3.17	8.11	4.52	1.44
Longitud del conducto de la bursa	23.19	33.56	29.19	3.54
Longitud del espermioviducto	28.73	37.11	34.40	2.27
Longitud de la espermateca	5.51	9.15	7.28	1.10
Diámetro de la espermateca	2.90	4.43	3.35	0.42
Longitud del conducto hermafrodita	17.52	27.66	23.09	3.30

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de la muestra

Tabla 5. Resumen de las variables de la genitalia para cinco individuos de *Megalobulimus capillaceus* procedentes de Huánuco.

<i>Megalobulimus capillaceus</i> – Huánuco (n = 5)	Min.	Max.	Media	D.E.
Longitud del pene	25.90	38.44	30.29	4.98
Longitud del epífalo	7.23	11.99	9.39	1.87
Longitud del músculo retractor del pene	6.37	10.89	8.80	1.79
Longitud del flagelo	0.99	2.37	1.99	0.57
Longitud de la vagina	7.88	12.32	9.82	1.63
Longitud del oviducto libre	5.51	9.76	7.21	1.70
Longitud del divertículo del oviducto	3.62	5.56	4.32	0.93
Longitud del conducto de la bursa	22.42	43.39	32.25	8.10
Longitud del espermioviducto	27.42	35.26	31.65	3.02
Longitud de la espermateca	6.51	9.88	8.13	1.49
Diámetro de la espermateca	2.79	4.03	3.61	0.5
Longitud del conducto hermafrodita	20.37	29.12	24.38	3.19

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de la muestra

Tabla 6. Resumen de las variables de la genitalia para cinco individuos de *Megalobulimus capillaceus* procedentes de Cusco.

<i>Megalobulimus capillaceus</i> – Cusco (n = 5)	Min.	Max.	Media	D.E.
Longitud del pene	17.06	29.13	21.00	4.91
Longitud del epífalo	6.64	12.53	9.02	2.29
Longitud del músculo retractor del pene	8.13	11.94	9.46	1.67
Longitud del flagelo	0.82	2.04	1.50	0.49
Longitud de la vagina	4.10	10.43	6.44	2.36
Longitud del oviducto libre	6.07	9.71	7.37	1.49
Longitud del divertículo del oviducto	3.52	4.41	3.99	0.37
Longitud del conducto de la bursa	25.61	35.43	29.26	3.95
Longitud del espermioviducto	20.69	35.92	27.78	5.73
Longitud de la espermateca	4.62	9.56	7.56	2.14
Diámetro de la espermateca	2.13	3.73	2.68	0.64
Longitud del conducto hermafrodita	16.13	22.95	19.33	2.94

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de la muestra

Tabla 7. Proporciones del sistema reproductor para los tres morfotipos de *M. capillaceus*.

Proporciones Morfotipos	Long. del epífalo/ Long. del pene	Long. del oviducto libre/ Long. de la vagina	Long. del músculo retractor/ Long. del pene
Morfotipo “San Martín”	0.294	0.805	0.285
Morfotipo “Huánuco”	0.310	0.734	0.290
Morfotipo “Cusco”	0.429	1.144	0.450

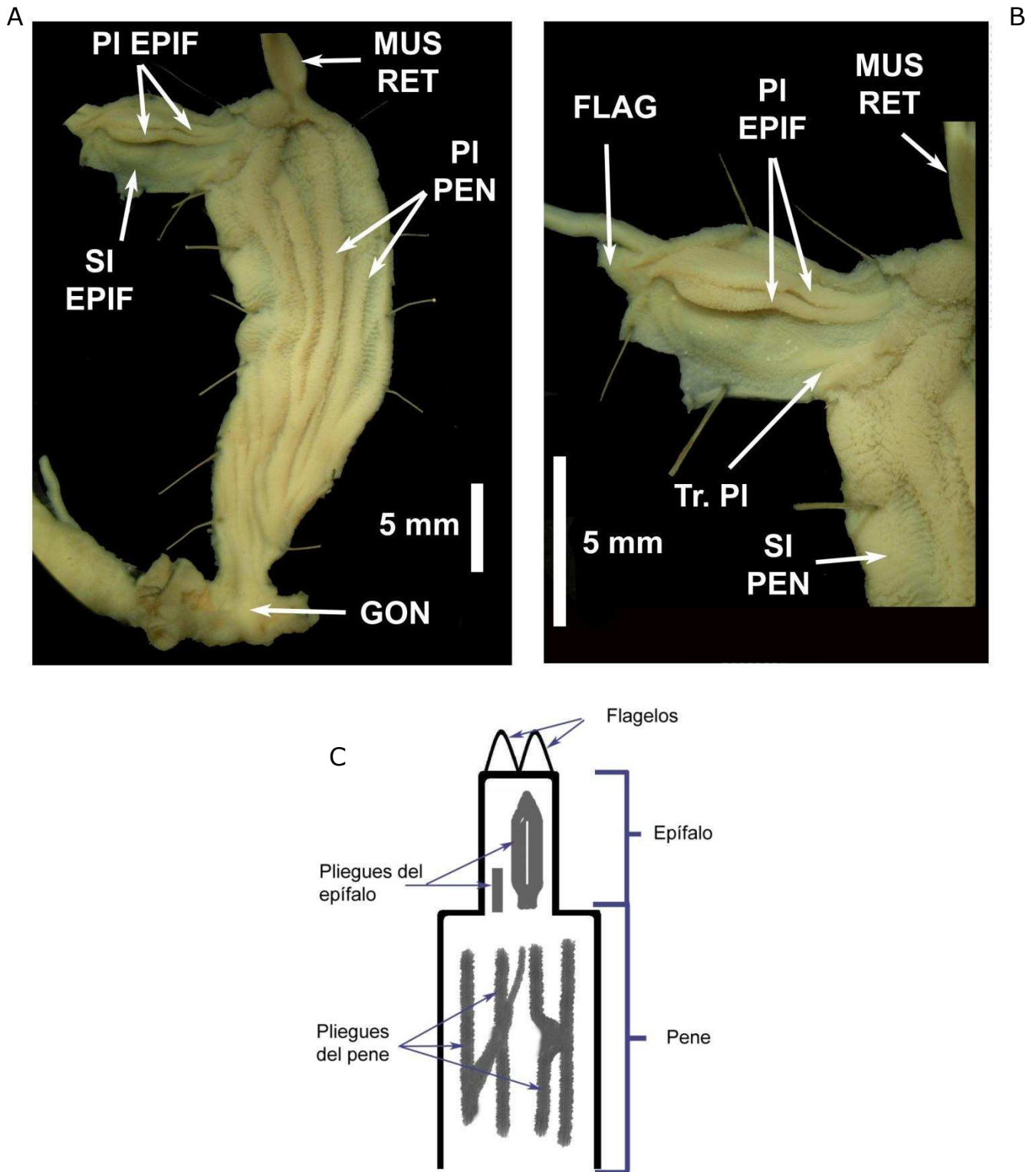
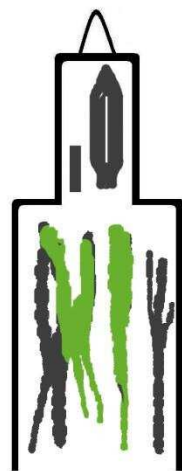
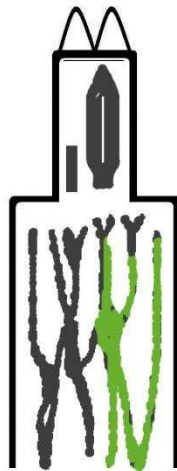


Figura 15. Genitalia masculina disectada de *M. capillaceus* procedente de Moyobamba. (A) superficie interna del la genitalia masculina. (B) Superficie interna del epífalo. (C) Esquema representativo de la mitad proximal del pene y el epífalo de *Megalobulimus capillaceus*. PI PEN: Pilásteres del pene, SI PEN: Superficie interna del pene, PI EPIF: Pilásteres del epífalo, Tr PI: Tercer piláster del epífalo, SI EPIF: Superficie interna del epífalo, FLAG: Flagelo, MUS RET: Músculo retractor del pene, GON: Gonoporo.

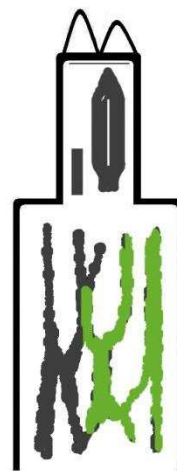
San Martín



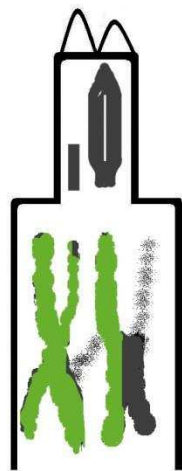
Juan Guerra 1 de 5



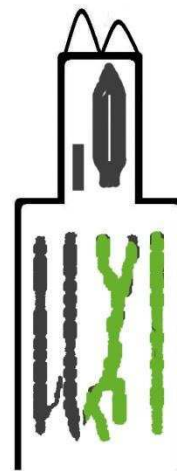
Juan Guerra 2 de 5



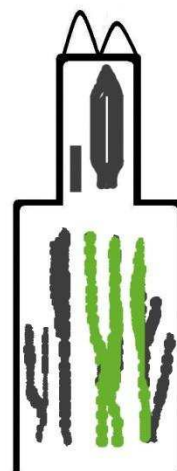
Juan Guerra 3 de 5



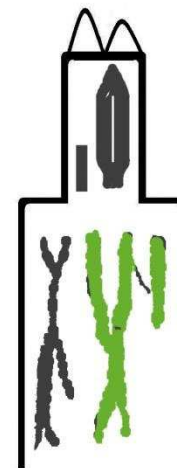
Juan Guerra 4 de 5



Juan Guerra Pto A2



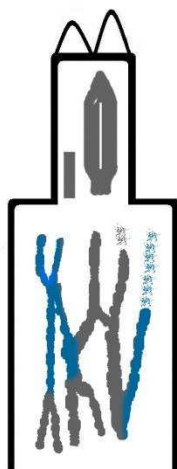
Moyobamba 2.9



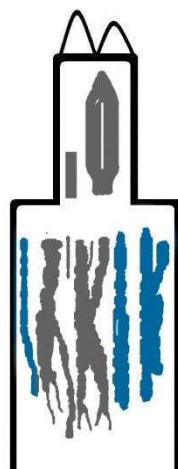
Saposoa

Figura 16. Patrones de distribución de los pilasteres en la región proximal del pene para individuos de *M. capillaceus* de San Martín. La coloración distintiva para algunos pilasteres indica un posible patrón.

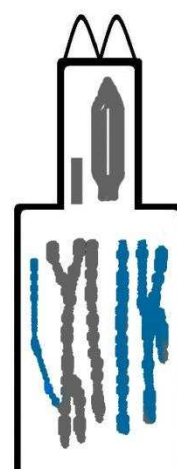
Huánuco



Tingo María 1.1

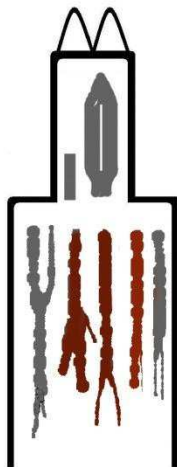


Tingo María 1.9

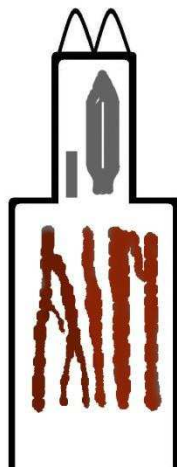


Tingo María 1.17

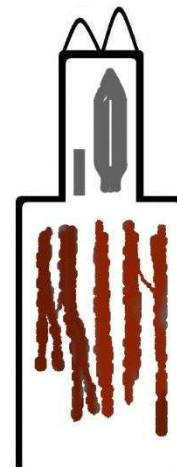
Cusco



Echarate 5.2



Quillabamba 6.2



Quillabamba 6.7

Figura 17. Patrones de distribución de los pilasteres en la región proximal del pene para individuos de *M. capillaceus* de Huánuco y Cusco. La coloración distintiva para algunos pilasteres indica un posible patrón.

6.1.1.2.2. Sistema digestivo:

Morfotipo “San Martín” (Figura 18): Presenta un bulbo bucal fuertemente muscular, de forma ovalada, cuya mitad posterior es ensancha ligeramente en sus lados. En la cara ventral, en el extremo posterior de la línea media se observó una protuberancia ovoide, el saco de la rádula, y anterior a ésta se ubica la inserción del músculo retractor del bulbo bucal. Éste mide casi un tercio de la longitud del esófago. El esófago se inicia en la parte dorsal y posterior del bulbo bucal. Según Bonfatti (1980), el esófago se divide en tres segmentos. El anterior, sobre el cual están adosadas las glándulas salivales, las cuales secretan enzimas en el bulbo bucal a través de dos ductos colectores. El segmento medio, es bastante dilatado y tendría función de “buche”. Por último, el esófago posterior, que es delgado, tiene conexión directa con el estómago. En este segmento es donde el lóbulo anterior de la glándula digestiva secreta sus enzimas a través de un conducto que se conecta a su región posterior próximo al estómago.

El estómago es una cámara amplia, muscular, con forma de “V” y bordes definidos. Hacia el lado derecho tiene conexión con el segmento posterior del esófago. Hacia el lado izquierdo presenta la conexión con el intestino. Estas dos conexiones son paralelas. Hacia el lado izquierdo, próximo a la conexión con el intestino, el lóbulo posterior de la glándula digestiva presenta una conexión con el estómago. Internamente, presenta una superficie muy plegada, sobretodo en el área próxima al intestino. El estómago de los individuos de San Martín y Huánuco mostró pliegues ligeramente más gruesos que el de los individuos de Cusco.

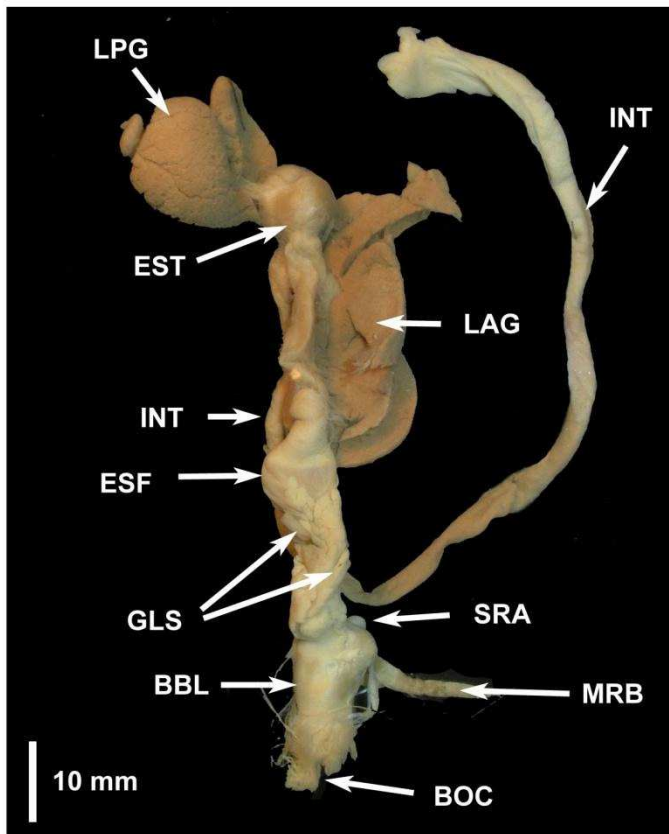
La glándula digestiva (hepatopáncreas) es bastante voluminosa y de color marrón, presenta dos lóbulos separados, anterior y posterior. El anterior se abre directamente al esófago, es el más voluminoso; además el intestino se adosa a este lóbulo. El lóbulo posterior está ubicado en la espira de la concha. Tiene adosado al estómago y embebida a la gónada. Se abre directamente al estómago.

El intestino presenta una longitud de casi el triple del esófago, es de calibre homogéneo y forma un asa. Está adosado al lóbulo posterior de la glándula digestiva, donde forma un asa. Se continúa anteriormente a lo largo de la cavidad paleal por la pared derecha hasta llegar al ano, junto al poro excretor y neumostoma en el bordelete del manto.

Morfotipo “Huánuco”: No presenta particularidades que la discriminen del morfotipo “San Martín”.

Morfotipo “Cusco”: se diferencia de los otros morfotipos por presentar pliegues ligeramente más delgados en la superficie interna del estómago.

A



B

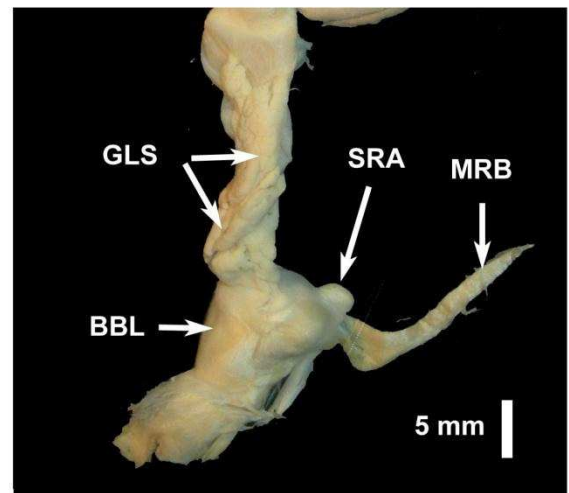


Figura 18. Sistema digestivo de *M. capillaceus* procedente de San Martín (Moyobamba). (A) Vista dorsal del sistema digestivo de *M. capillaceus*. (B) Vista lateral de la parte anterior del sistema digestivo. BBL: bulbo bucal; SRA: saco de la rádula; MRB: Músculo retractor del bulbo bucal, GLS: glándulas salivales; ESF: esófago; EST: estómago; LAG: lóbulo anterior de la glándula digestiva; LPG: lóbulo posterior de la glándula digestiva; INT: intestino.

6.1.1.2.3. Complejo paleal:

Morfotipo “San Martín” (Tabla 8, Figura 19 y 20): La cavidad pulmonar es bastante amplia. El techo del pulmón es negro, presenta un septo pulmonar bastante vascularizado. Este septo divide al techo pulmonar en dos regiones, pulmonar y excretora. En la región pulmonar existen varias ramas vasculares de las cuales las dos más cercanas al septo pulmonar son las más sobresalientes, además de ser las más ramificadas. El septo pulmonar llega al extremo anterior del riñón. El riñón tiene forma triangular y es del mismo largo que el septo pulmonar; no presenta uréteres o indicio de tales estructuras. El poro urinario se ubica en el lado derecho del riñón justo en la mitad de su longitud. El riñón está ubicado a la mitad del largo del intestino posterior. El extremo posterior del riñón no alcanza el extremo del surco urinario. Este surco está al lado derecho del septo pulmonar y riñón, además flanqueado por el recto. El corazón, cubierto por el pericardio, se ubica anterior al riñón y posee un volumen semejante a la mitad del riñón. La proporción entre riñón y septo pulmonar es aproximadamente 6/7.

Morfotipo “Huánuco” (Tabla 8 y Figura 20): no muestra mayores diferencias del morfotipo San Martín, la proporción entre riñón y septo pulmonar es aproximadamente 6/7.

Morfotipo “Cusco” (Tabla 8 y Figura 20): no presentan diferencias en cuanto a la disposición de los órganos con los morfotipos “San Martín” y “Huánuco” pero sí muestra notables diferencias en las proporciones del riñón con relación al septo pulmonar. Presenta un riñón más pequeño, es aproximadamente 2/3 de la longitud del septo pulmonar.

Tabla 8. Proporciones entre las longitudes del riñón y septo pulmonar para los tres morfotipos de *M. capillaceus*.

Proporciones Morfotipos	Longitud del riñón/ Long. del septo pulmonar	Proporción aproximada
Morfotipo “San Martín”	0.823	~6/7
Morfotipo “Huánuco”	0.865	~6/7
Morfotipo “Cusco”	0.625	~2/3

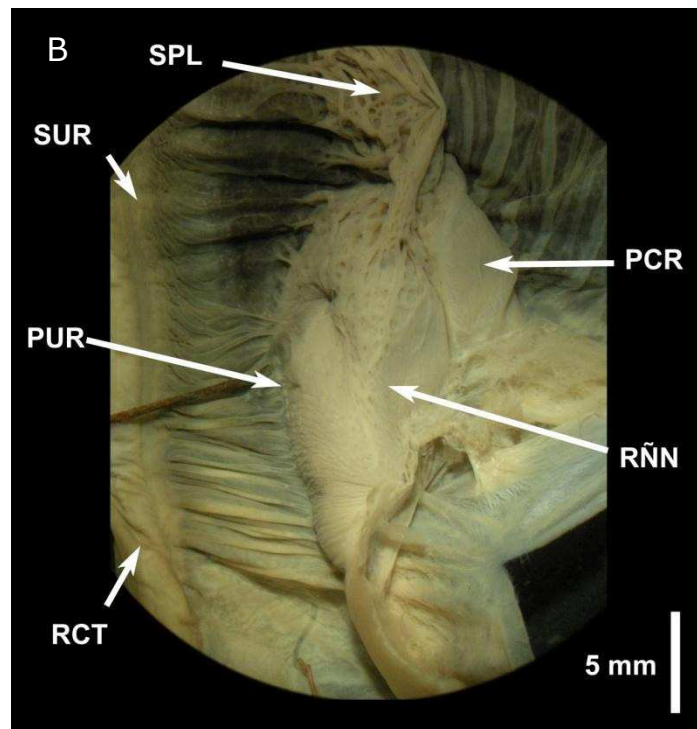
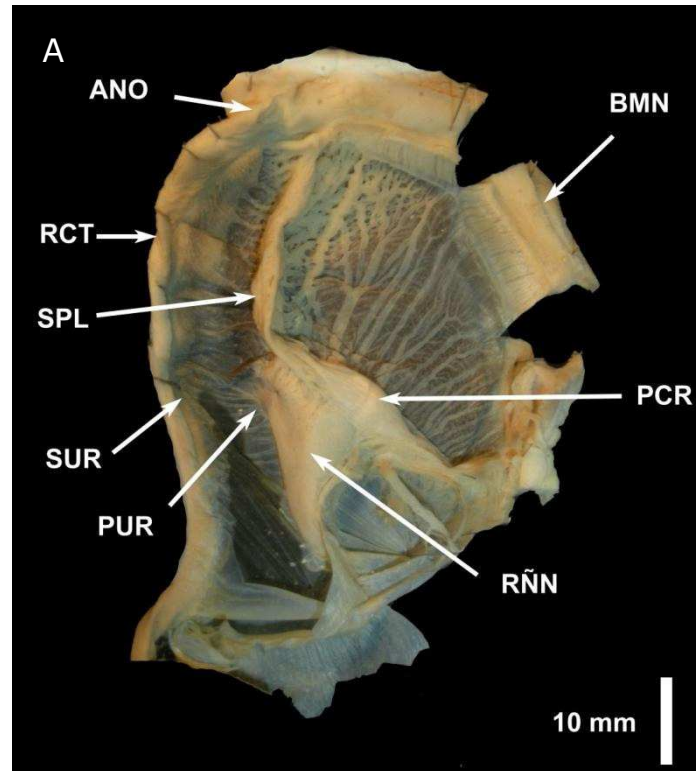


Figura 19. (A) Complejo paleal de *M. capillaceus* procedente de Moyobamba (San Martín). (B) Riñón de *M. capillaceus* procedente de Saposoa (San Martín). BMN: borde del manto; RÑN: riñón; PCR: pericardio; RCT: recto; PUR: poro urinario; SPL: septo pulmonar; SUR: surco urinario; ANO: ano.

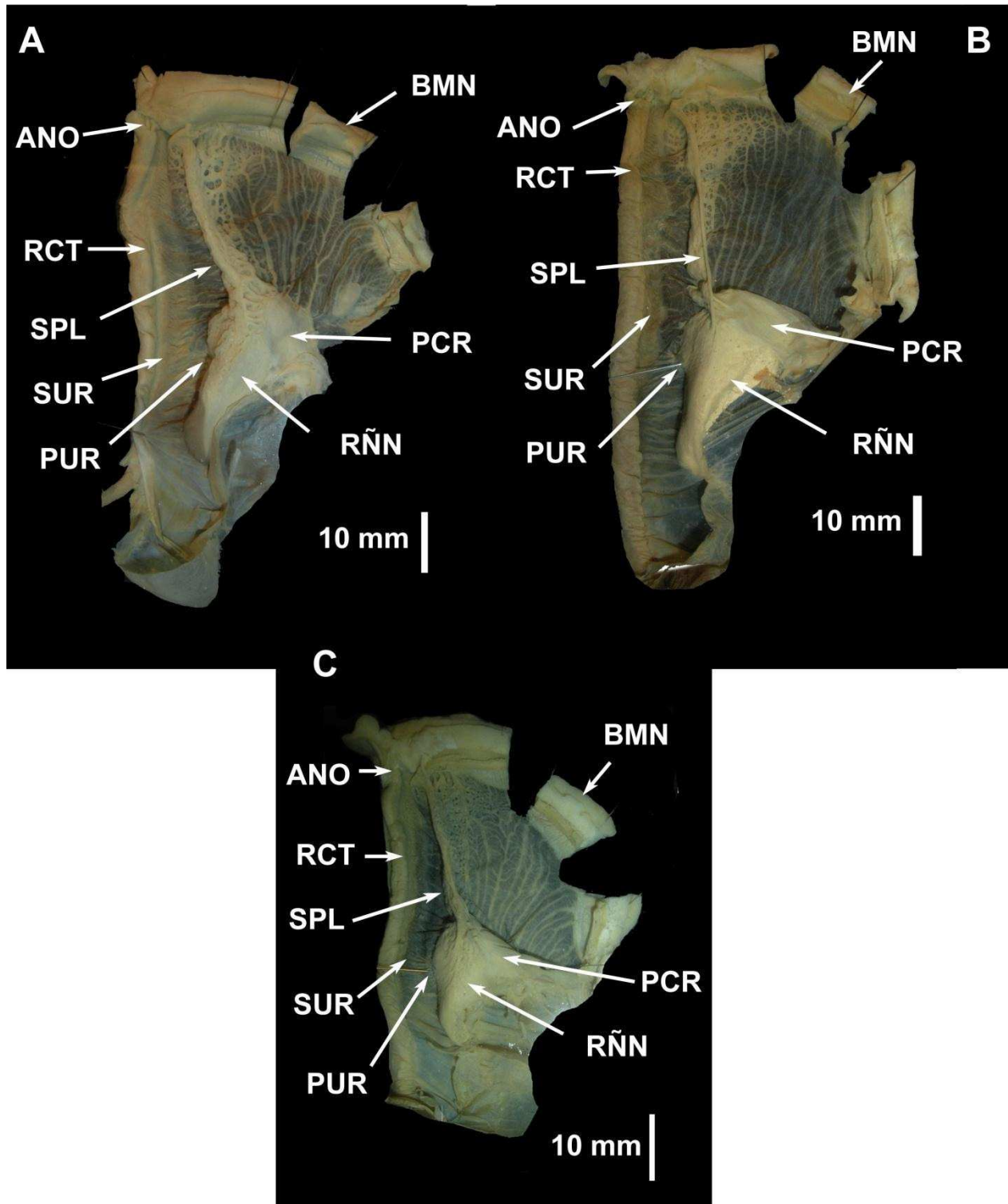


Figura 20. Complejo paleal en tres morfotipos de *M. capillaceus*. (A) Complejo paleal del morfotipo "San Martín" (Juan Guerra). (B) Complejo paleal del morfotipo "Huánuco" (Tingo María). (C) Complejo paleal del morfotipo "Cusco" (Quillabamba). BMN: borde del manto; RÑN: riñón; PCR: pericardio; RCT: recto; PUR: poro urinario; SPL: septo pulmonar; SUR: surco urinario; ANO: ano.

6.1.1.2.4. Glándula pedal:

Morfotipo San Martín (Figura 21): La glándula pediosa en *M. capillaceus* se caracteriza por ser alargada, deprimida y con bordes irregulares, su largo (23.45 mm) abarca toda la longitud de la cavidad visceral en el individuo fijado (pie contraído). Sobre su extremo anterior hay un par de haces musculares oblicuos, transversales y delgados. El tercio anterior es de ancho constante y va disminuyendo hacia el extremo posterior, que es delgado y romo. Una delgada membrana transparente se encuentra sobre su tercio anterior, entre los dos haces de músculos oblicuos y el primer par de ramas nerviosas en relación a los ganglios cerebroides. Su tercio posterior está sujeto al pie por escasas fibras que salen de sus bordes laterales. La cápsula de la glándula es relativamente transparente y permite visualizar el cuerpo glandular. El lumen es reducido, abarca toda la longitud de la glándula y su ancho está en función al ancho de la glándula.

El cuerpo glandular propiamente dicho es muy prominente y oblitera casi todo el lumen. Está sujeto al techo de la cápsula por delgadas proyecciones, cuyos puntos de inserción son intercalados. Es de color cremoso y superficie lisa, presenta un surco longitudinal que se extiende en todo el largo del cuerpo glandular. La profundidad del surco disminuye hacia la parte posterior.

En el interior se observan acinos glandulares separados por las proyecciones del techo de la cápsula. Estas separaciones son incompletas ya que los acinos pueden llegar a tener contacto. La porción ventral de la cápsula es delgada.

El piso de la cápsula es liso y presenta a lo largo de la línea media un pequeño levantamiento, denominado cresta, que es conspicuo en su tercio anterior. Ésta coincide con el surco del cuerpo glandular.

Morfotipo “Huánuco”: no presentan mayores diferencias del topotipo de Moyobamba.

Morfotipo “Cusco”: se diferencia de los otros dos morfotipos por presentar una glándula mucho más alargada y más delgada. La profundidad del surco es mayor en el tercio anterior. En el tercio medio y posterior esta es mucho menor y se mantiene constante

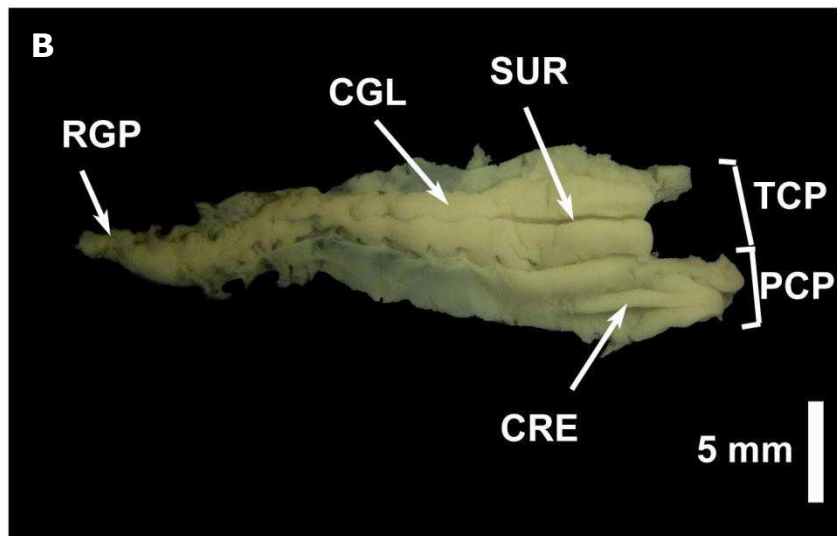
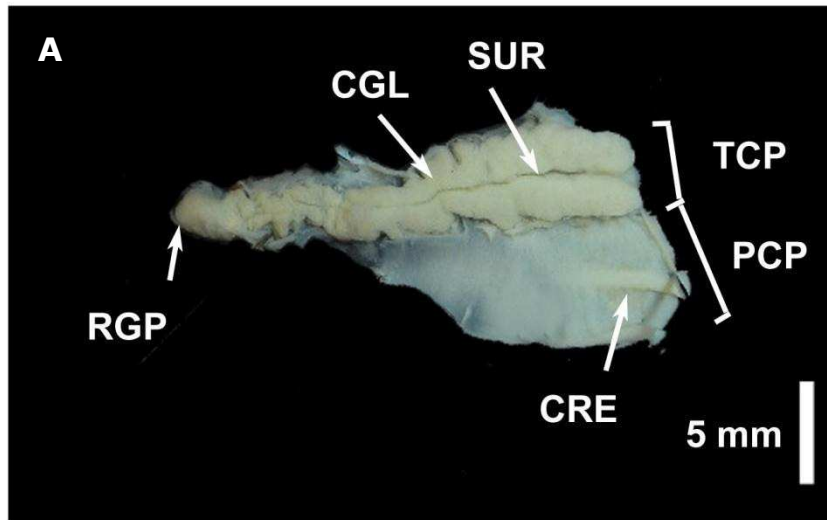


Figura 21: Glándula pedal de *M. capillaceus*. (A) Vista ventral interna de la glándula pedal del morfotipo “San Martín” de *M. capillaceus*. (B) Vista ventral interna de la glándula pedal del morfotipo “Cusco” de *M. capillaceus*. TCP: techo de la cápsula; PCP: piso de La cápsula; SUR: surco; CRE: cresta; CGL: cuerpo glandular; RGP: región posterior.

6.1.2. *Megalobulimus separabilis* (Fulton, 1903)

Sobre la base de la descripción detallada de conchas y parte blanda (genitalia, sistema digestivo y complejo paleal) de topotipos (procedente de Ambo – Dpto de Huánuco) de *M. separabilis* se establece la presente recaracterización para esta especie.

6.1.2.1. Descripción de la concha:

Concha elongada – cónica, pequeña (57 – 68 mm) (Tabla 9), delgada y el diámetro mayor se ubica próximo a la mitad de la altura de la concha, en la mitad umbilical (Figura 22 y Tabla 9). Las primeras vueltas embrionarias son aplanadas, mientras que las dos últimas se van ampliando en volumen. Presentan costillas que se van haciendo débiles y deformes conforme se avanza en las vueltas corporales. Entre cada una de estas costillas se presentan pequeñas granulaciones que nacen desde la vuelta 2,8 hasta la última vuelta embrionaria. Estas granulaciones presentan una disposición espiral, se ubican en filas paralelas y las más conspicuas están muy próximas a las suturas entre las vueltas. La superficie de la concha presenta ciertas rugosidades que son conspicuas desde el término de las vueltas embrionarias hasta la vuelta corporal. En una vista posterior, la sutura de la vuelta corporal es casi paralela a la sutura que la precede. La abertura de la concha es elipsoide. El peristoma presenta coloración rosada, puede variar en grosor así como en la intensidad del rosado. El ombligo está cerrado por el labio interno. El periostraco presenta coloración entre marrón y gris. En la mayoría de las conchas el periostraco se ha perdido, incluso en individuos vivos.

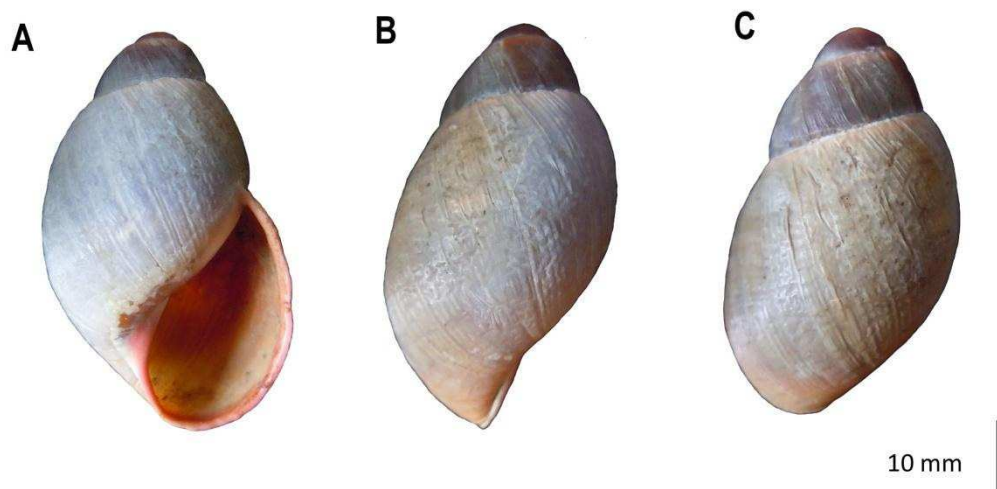


Figura 22. Concha de *M. separabilis* procedente de la localidad de Ambo. (A) Vista frontral, (B) vista lateral y (C) vista posterior.

Tabla 9. Estadísticos básicos de la concha de *Megalobulimus separabilis*

<i>Megalobulimus separabilis</i> – Dpto. Huánuco (n = 40)	Min.	Max.	Media	D.E.
Altura	57.00	68.00	62.32	2.61
Diámetro mayor	32.20	39.20	36.04	1.59
Posición del diámetro mayor	27.62	35.96	32.69	1.83
Espira	12.04	17.86	14.77	1.37
Altura de la abertura	26.88	32.82	30.34	1.41
Ancho de la abertura	16.32	19.92	18.12	0.85
Diámetro Lateral	28.12	32.28	30.38	1.03

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de muestra

6.1.2.2. Morfología de la parte blanda:

Los especímenes presentaron un pie amplio con una coloración amarilla tenue. El borde anterior del pie presenta un par de proyecciones conocidas como barbelos. Estos se encuentran en posición ventral a los tentáculos anteriores y rodean a la boca. En el borde anterior de los barbelos se forman unas lobulaciones que pueden ser de seis a siete. En posición ventral a la boca, entre la boca y el pie, se encuentra un pliegue en cuyo fondo se encuentra la abertura de la glándula pedal. El gonoporo se ubica debajo del tentáculo posterior derecho; en algunos casos, se observan, en vez de un solo orificio, dos aberturas contiguas debido a la insignificancia del atrio genital. Estas corresponden a los extremos distales del pene y la vagina.

6.1.2.2.1. Sistema reproductor:

Sistema reproductor simple (Figura 23). La gónada muy prominente, está adosada a la cara interna del lóbulo posterior de la glándula digestiva, se encuentra constituida por folículos agrupados en racimos conspicuos. Éstos desembocan en el conducto hermafrodita, que es largo, delgado y enrollado. La parte proximal y distal son rectas pero son muy cortas, el conducto es predominantemente enrollado.

La parte distal de este conducto desemboca en el talón, que es una estructura redonda, el cual se encuentra adosado a la parte basal del saco glandular anexo. El talón presenta una pared gruesa e internamente está compuesto por dos cámaras. Una de ellas está conectada directamente con el conducto hermafrodita, presenta una superficie poco rugosa y se abre hacia un conducto que se dirige hacia el espermioviducto. La segunda cámara no presenta conexión alguna con la primera cámara ni con el conducto hermafrodita; con superficie interna plegada y su volumen es mayor al de la primera; se abre en el mismo conducto en el que se abre la primera cámara.

El conducto común en el cual estas dos cámaras confluyen está dentro de uno que también recibe las secreciones de la glándula de la albumina y del saco glandular anexo.

El saco glandular anexo se encuentra adosado a la región cóncava de la glándula de la albúmina. Es una bolsa ciega, alargada, piriforme y con apariencia granular. Su

pared es gruesa (0,5 mm) y la superficie interna es rugosa con pequeñas concavidades. Presenta pliegues cuya distribución da la apariencia de un enmarañado.

La glándula de la albumina tiene forma arriñonada, volumen variable y coloración cremosa. Tanto el talón, el saco glandular anexo como la glándula de la albúmina desembocan en un conducto común que se dirige al espermioviducto.

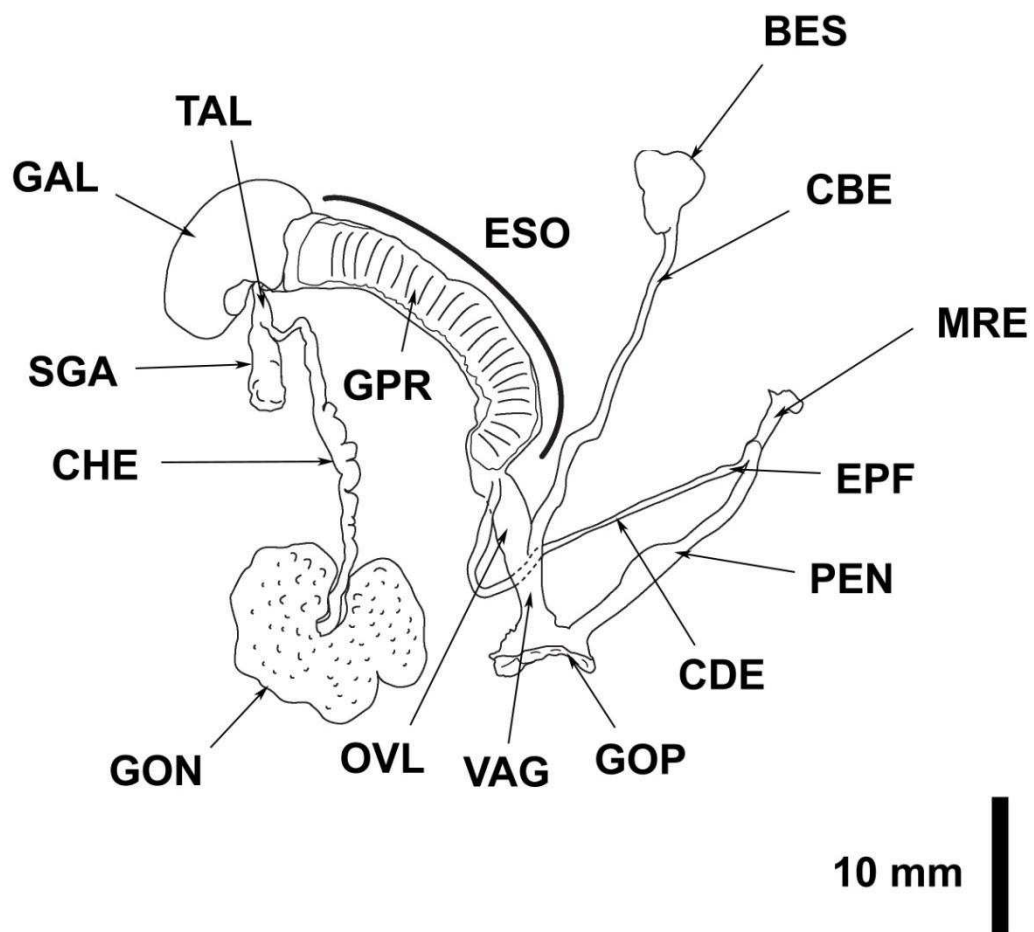


Figura 23. Genitalia de *Megalobulimus separabilis* procedente de Ambo – Huánuco. PEN: pene; EPF: epífalo; MRE: músculo retractor del pene; CDE: conducto deferente; VAG: vagina; OVL: oviducto libre; CBE: conducto de la bursa espermatolítica; BES: bursa espermatolítica; ESO: espermioviducto; GPR: glándula prostática; GAL: glándula de albúmina; SGA: saco glandular anexo; TAL: Talón; CHE: conducto hermafrodita; GON: gónada; GOP: gonoporo.

El espermioviducto presenta una forma bastante alargada y superficie muscular. La glándula prostática se ubica a lo largo del espermioviducto, tiene coloración más clara que la parte femenina y presenta pliegues transversales. En la superficie interna del espermioviducto se distinguen dos zonas paralelas, una de ellas presenta una superficie con estrías muy conspicuas, longitudinales y se anastomosan cerca del extremo distal de esta estructura, mientras que la otra presenta una superficie lisa. Ambas zonas presentan coloración cremosa. La glándula prostática, en el interior del espermioviducto, presenta varios conductos que discurren paralelamente entre sí y transversales a la longitud de la glándula prostática y desembocan independientemente en un canal ubicado a lo largo de la glándula prostática. Este canal proviene de la encrucijada y se continúa con el conducto deferente que discurre en un corto trecho dentro del espermioviducto para luego exteriorizarse sobre el oviducto libre.

Al extremo distal del espermioviducto, se observa la separación inicial de la genitalia masculina y femenina, vistos como conducto deferente y oviducto libre, respectivamente.

La genitalia femenina se inicia con el oviducto libre, éste es claramente muscular y no presenta apéndices visibles en su superficie externa. Su superficie interna presenta pliegues gruesos y no tan numerosos (entre 11 a 14) En la mitad proximal presenta un corto, pero marcado, engrosamiento de los pliegues (2-3mm), el cual reduce el lumen en un calibre más estrecho que el espermioviducto. A la altura de dicho engrosamiento se observa la abertura de una pequeña cavidad en cuyo interior se continúan algunos pliegues del oviducto libre. A esta cavidad se le denominará divertículo interno del oviducto libre. La mitad distal es un túbulo simple cuyos pliegues son ligeramente mas gruesos que en la mitad proximal. La vagina se presenta casi del mismo grosor, pero de menor longitud que el oviducto libre. Su superficie interna es plegada, estos pliegues son de menor calibre, pero de igual número que los del oviducto libre. El conducto de la bursa espermatolítica es bastante largo, delgado terminando en la bursa espermatolítica que presenta una forma y volumen variable, y llega a la altura del extremo proximal del espermioviducto (Figura 24).

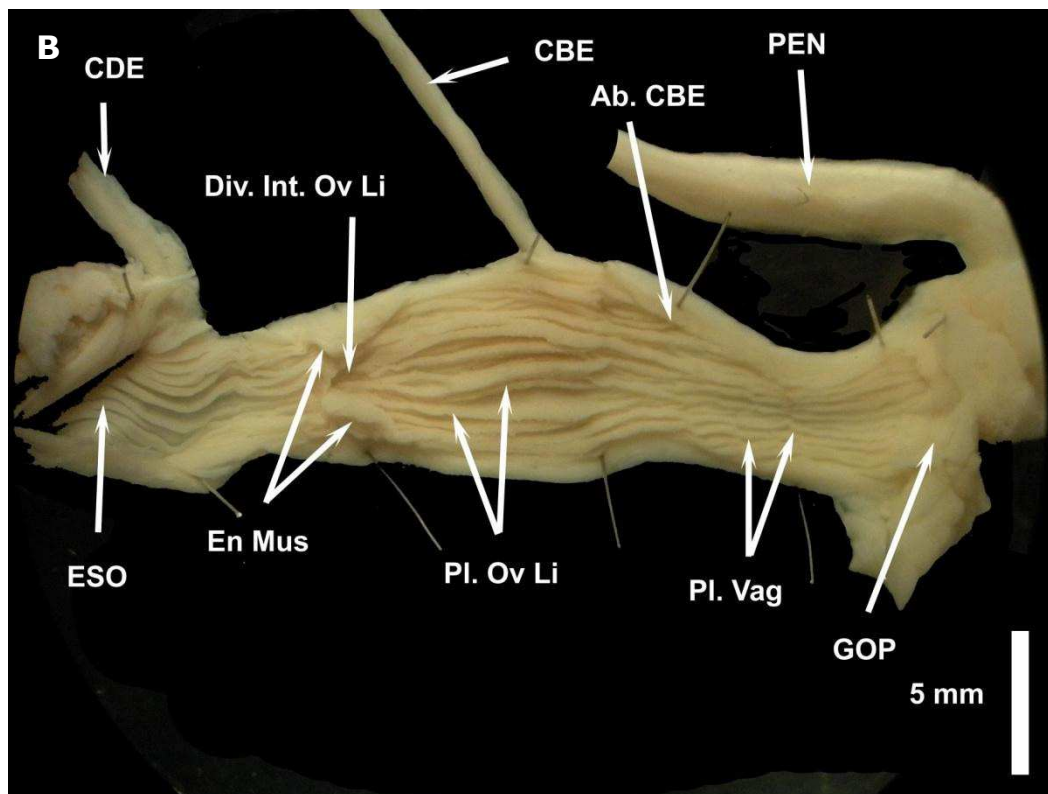
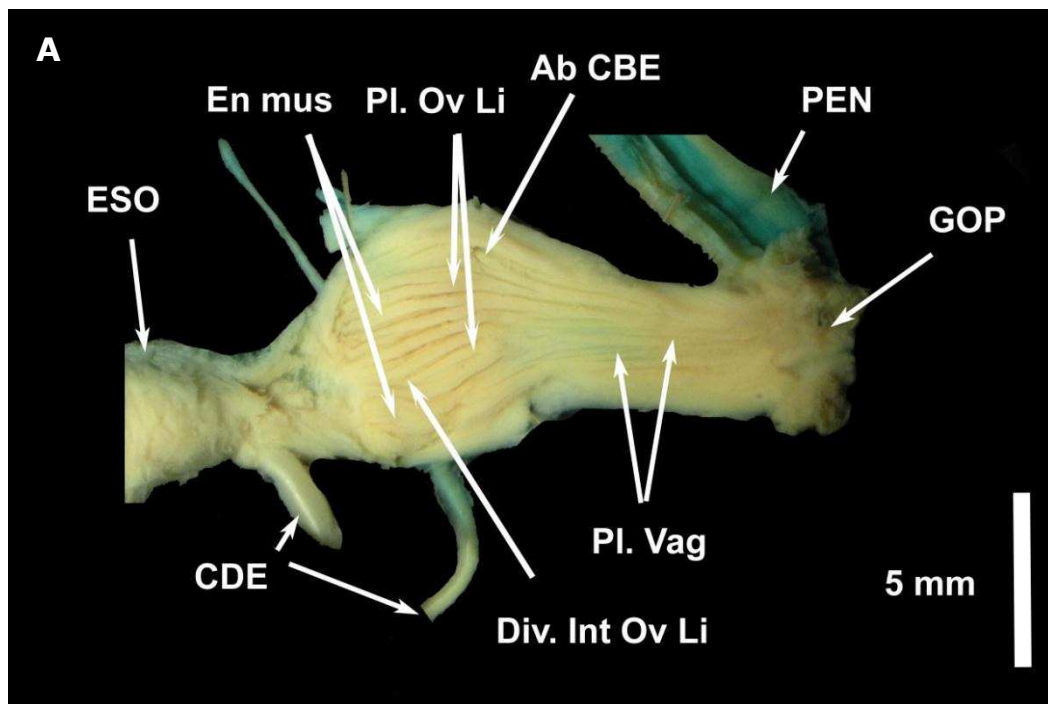


Figura 24. Superficie interna del oviducto libre y vagina de *M. separabilis* observada a través de dos cortes distintos en la superficie de la genitalia femenina. (A) Corte realizado sobre el engrosamiento de pliegues del oviducto. (B) Corte realizado sobre el lado opuesto al engrosamiento de pliegues del oviducto. ESO: espermioviducto; Ab CBE: abertura del conducto de la bursa espermatolítica; Pl. Ov Li: pliegues del oviducto libre; Div. Int. Ov. Li: Divertículo interno del oviducto libre; En Mus: Engrosamiento de pliegues; Pl. Vag: pliegues de la vagina; GOP: gonoporo; CDE: conducto deferente; PEN: pene.

En general, la parte masculina tiene aspecto filiforme, está constituida por el conducto deferente, epífalo, músculo retractor del pene y el pene. El conducto deferente es delgado y en su extremo distal se dilata. La mitad distal de esta dilatación corresponde al epífalo, el cual se encuentra adosado sobre la superficie del pene y sujeto a él por conectivos. El límite entre epífalo y el pene se observa como una curvatura donde también se inserta el músculo retractor del pene.

En detalle, el conducto deferente está adosado a la pared del oviducto, vagina y pene por tejido conectivo. Su calibre disminuye conforme se aleja del espermioviducto pero en su extremo distal, próximo y adosado al pene, se observa una corta dilatación que mide 5mm y corresponde al epífalo. Externamente, el límite entre el conducto deferente y el epífalo no es distinguible. Internamente, el conducto deferente presenta pliegues cortos de disposición oblicua a su eje y además pliegues longitudinales que se prolongan hasta la primera mitad de la dilatación distal. A partir de la mitad distal de esta dilatación, la cual corresponde al epífalo, las características de la superficie interna cambian bruscamente. Dos de estos pliegues longitudinales de la primera mitad se fusionan cada uno con un pliegue que se origina a este nivel, al fusionarse, forman dos pilásteres de mayor calibre que avanzan de manera paralela e independiente hasta la unión con el pene. Adyacente a estos se observa una superficie con suaves granulaciones. La longitud del epífalo es aproximadamente $\frac{1}{6}$ de la longitud del pene (Tabla 10 y 11). Su calibre se mantiene constante hasta el límite con el pene. Dicho límite se muestra como una curvatura, luego de la cual se ensancha notablemente formando el pene. No presenta flagelos (Figura 25).

El pene es delgado en su parte proximal y a la mitad de su longitud se empieza a engrosar y así hasta el atrio genital. En la superficie interna, los pilásteres son delgados en la mitad proximal, en uno de los individuos disectados, uno de los pilásteres llega hasta el extremo proximal del pene. Algunos de los pilásteres se anastomosan al finalizar el tercio proximal del pene. En la mitad distal, los pilásteres muestran un brusco aumento del grosor pero se hacen más bajos, casi al ras de la superficie interna del pene. El músculo retractor del pene se inserta en la curvatura entre el epífalo y el pene en un solo punto, mide un tercio de la longitud del pene (Tabla 10). El atrio genital, zona de conjunción de la parte femenina y masculina, es casi imperceptible por lo que hasta pareciera tener dos poros independientes en la porción del gonoporo.

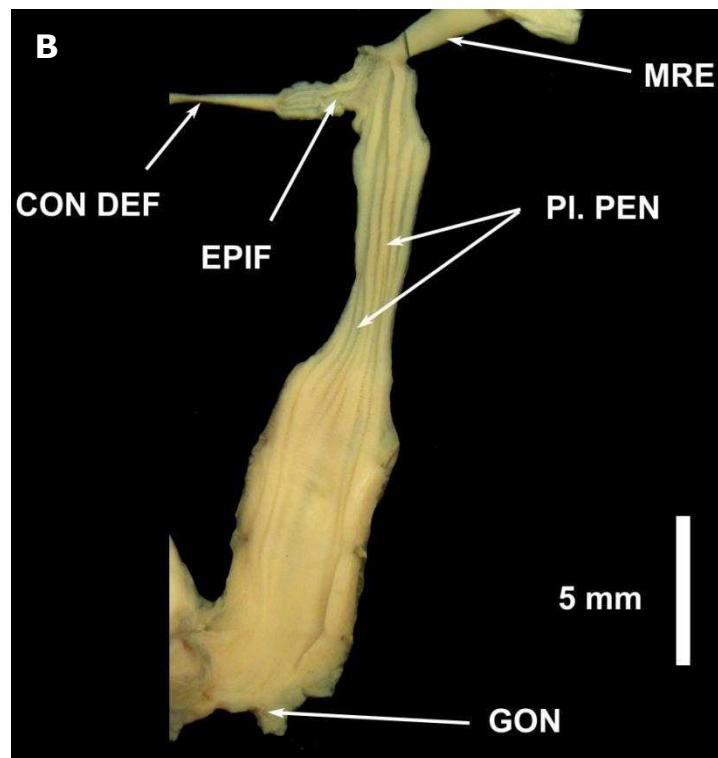
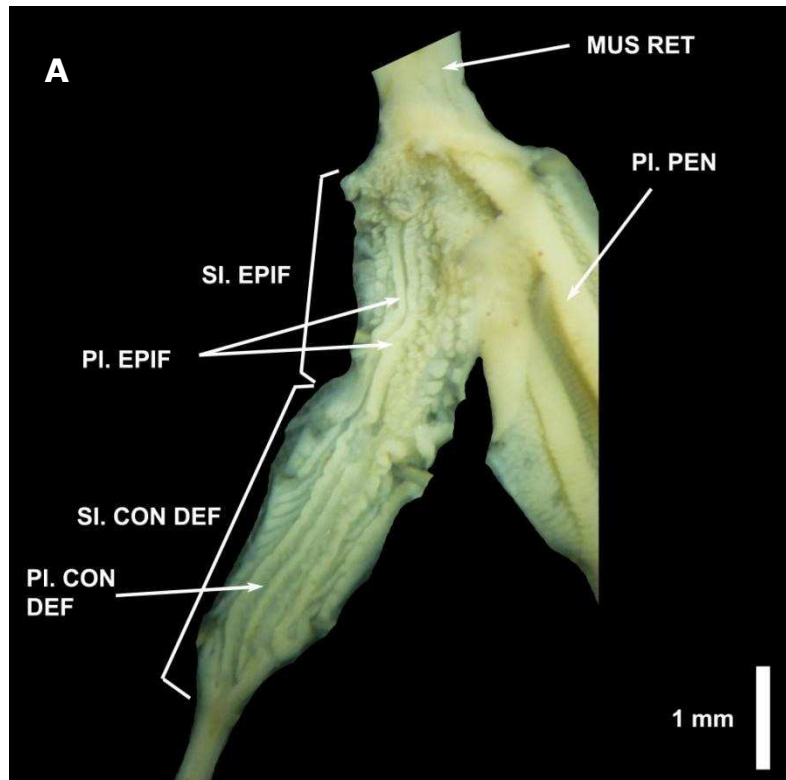


Figura 25. Genitalia masculina de *M. separabilis* de Ambo. (A) Superficie interna del conducto deferente y epífalo. (B) Superficie interna del pene. MUS RET y MRE: Músculo retractor del pene, PI PEN: Pilásteres del pene, EPIF: Epífalo, SI EPIF: Superficie interna del epífalo, PI EPIF: Pilásteres del epífalo, CON DEF: Conducto deferente, SI CON DEF: Superficie interna del conducto deferente, PI. CON DEF: Pliegues del conducto deferente.

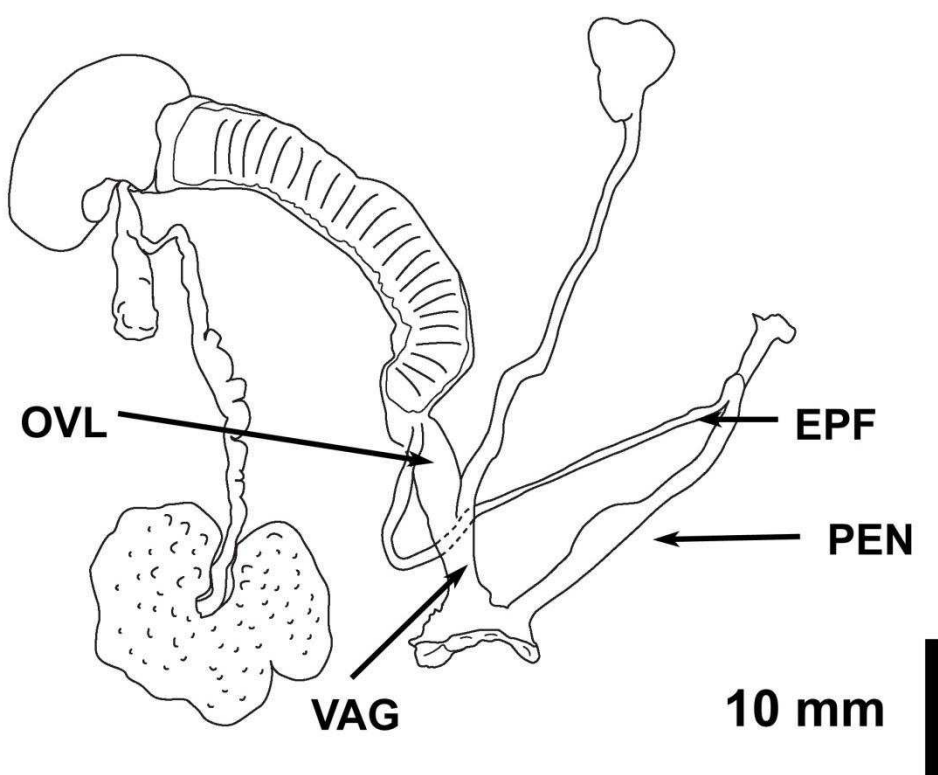


Figura 26. Genitalia de dos individuos de *Megalobulimus separabilis* procedente de Ambo – Huánuco. EPF: Epífalo, PEN: Pene, OVL: Oviducto libre, VAG: Vagina.

Tabla 10. Resumen de las variables de la genitalia para tres individuos de *Megalobulimus separabilis* procedentes de Huánuco.

<i>Megalobulimus separabilis</i> (n = 3)	Min.	Max.	Media	D.E.
Longitud del pene	20.46	24.20	22.16	1.91
Longitud del epífalo	3.24	5.17	4.33	0.99
Longitud del músculo retractor del pene	4.01	13.21	7.09	5.30
Longitud de la vagina	5.54	10.33	7.88	2.40
Longitud del oviducto libre	7.61	16.26	10.57	4.92
Longitud del conducto de la bursa	29.15	41.18	33.33	6.80
Longitud del espermioviducto	26.63	29.53	28.42	1.56
Longitud de la espermateca	6.69	10.33	8.32	1.85
Diámetro de la espermateca	2.43	3.34	2.77	0.49
Longitud del conducto hermafrodita	20.88	32.98	26.79	6.06

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de la muestra

Tabla 11. Proporciones del sistema reproductor de *M. separabilis*.

Proporciones Especie	Long. del epífalo/ Long. del pene	Long. del oviducto libre/ Long. de la vagina	Long. del músculo retractor/ Long. del pene
<i>M. separabilis</i>	0.158	1.374	0.196

6.1.2.2.2. Sistema digestivo:

Presenta un bulbo bucal con forma ovalada y fuertemente muscular, cuya mitad posterior es ensancha ligeramente en sus lados. En cara ventral, en el extremo posterior de la línea media se observa una protuberancia ovoide, el saco de la rádula, y anterior a ésta se ubica la inserción del músculo retractor del bulbo bucal. Éste mide la mitad de la longitud del esófago. El esófago se inserta en el extremo posterior y dorsal del bulbo bucal, presenta tres segmentos. En el segmento anterior están adosadas las glándulas salivales, las que secretan enzimas en el bulbo bucal a través de dos ductos. El segmento medio, se presenta dilatado y tendría función de “buche”. Por último, el esófago posterior es delgado y tiene conexión directa con el estómago. En este segmento es donde el lóbulo anterior de la glándula digestiva secreta sus enzimas a través de un conducto que se conecta a su región posterior próximo al estómago.

El estómago es una cámara amplia, muscular, con forma de “V” y bordes definidos. Hacia el lado derecho tiene conexión con el segmento posterior del esófago. Hacia el lado izquierdo presenta la conexión con el intestino. Estas dos conexiones son paralelas. Hacia el lado izquierdo, próximo a la conexión con el intestino, el lóbulo posterior de la glándula digestiva presenta una conexión con el estómago. La glándula digestiva es bastante voluminosa y de color marrón, presenta dos lóbulos separados, anterior y posterior. El anterior se abre directamente al esófago, es el más voluminoso; además el intestino se adosa a este lóbulo. El lóbulo posterior está ubicado en la espira de la concha. Tiene adosado al estómago y embebida a la gónada. Se abre directamente al estómago (Figura 27)

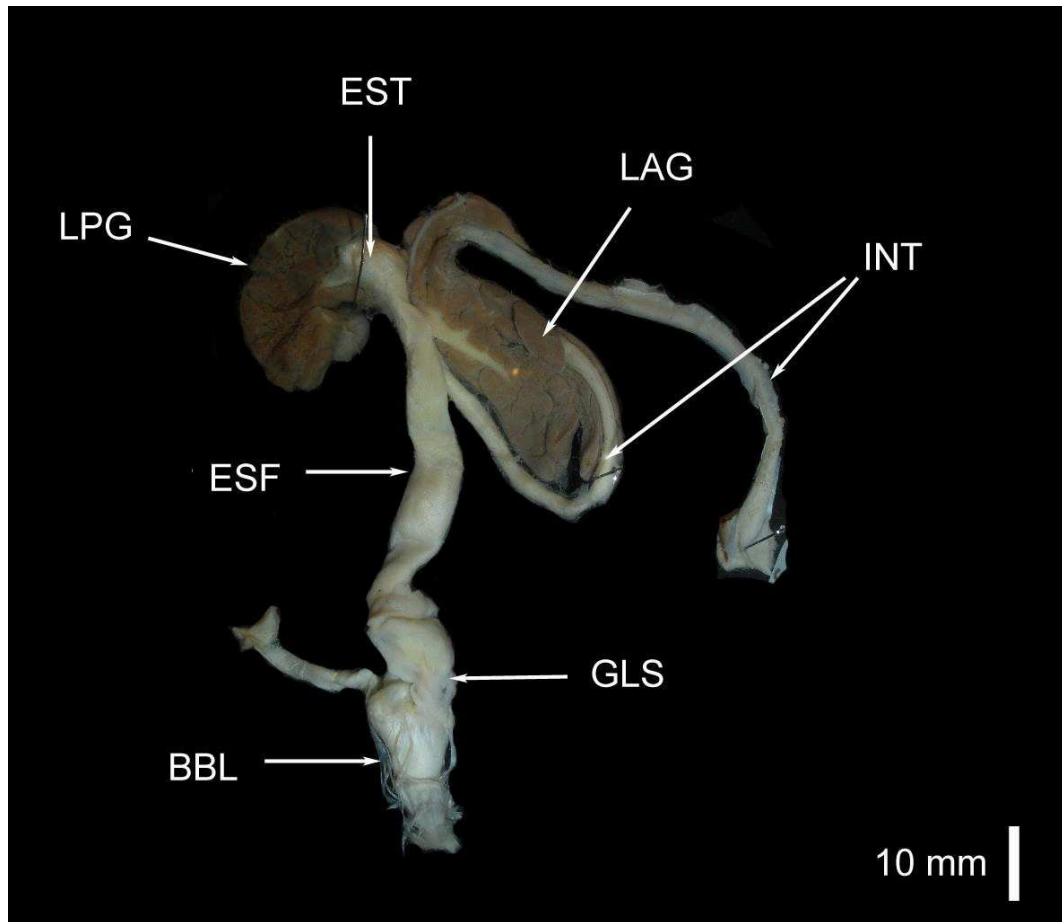


Figura 27. Sistema digestivo de *M. separabilis* procedente de Ambo (Dpto. Huánuco). BBL: bulbo bucal; GLS: glándulas salivales; ESF: esófago; EST: estómago; LAG: lóbulo anterior de la glándula digestiva; LPG: lóbulo posterior de la glándula digestiva; INT: intestino.

El intestino es casi el triple de la longitud del esófago, es de calibre homogéneo y forma un asa. Está adosado al lóbulo anterior de la glándula digestiva, donde muestra una curvatura. Continúa anteriormente a lo largo del margen derecho de la cavidad pulmonar y termina en el ano junto al poro excretor y neumostoma en el bordelete del manto (Figura 28).

6.1.2.2.3. Complejo paleal:

La cavidad pulmonar es bastante amplia (Figura 28). El techo del pulmón es de color gris, presenta un septo pulmonar muy vascularizado, cuya longitud es la mitad de la cavidad pulmonar. Este septo divide el techo del pulmón en dos regiones, pulmonar y excretora. En la región pulmonar, la distribución y presencia de las ramas vasculares

es muy variable, tal como se muestra la rama vascular más próxima al septo. En un individuo, esta rama se muestra en posición anterior y muy corta, casi la cuarta parte del largo del septo, en tanto que otro espécimen tiene una longitud mayor a los dos tercios del septo. El septo pulmonar se continúa con el riñón, el que no presenta uréteres o indicio de tales estructuras, tiene casi el mismo largo que el septo pulmonar y no alcanza el extremo posterior del surco urinario. Este surco está al lado derecho del septo pulmonar y está flanqueado por el recto. El poro urinario se ubica en el lado derecho del riñón, abriéndose hacia la región excretora de la cavidad del pulmón. El corazón, cubierto por el pericardio, se ubica anterior al riñón y tiene la mitad del volumen del riñón (Tabla 12).

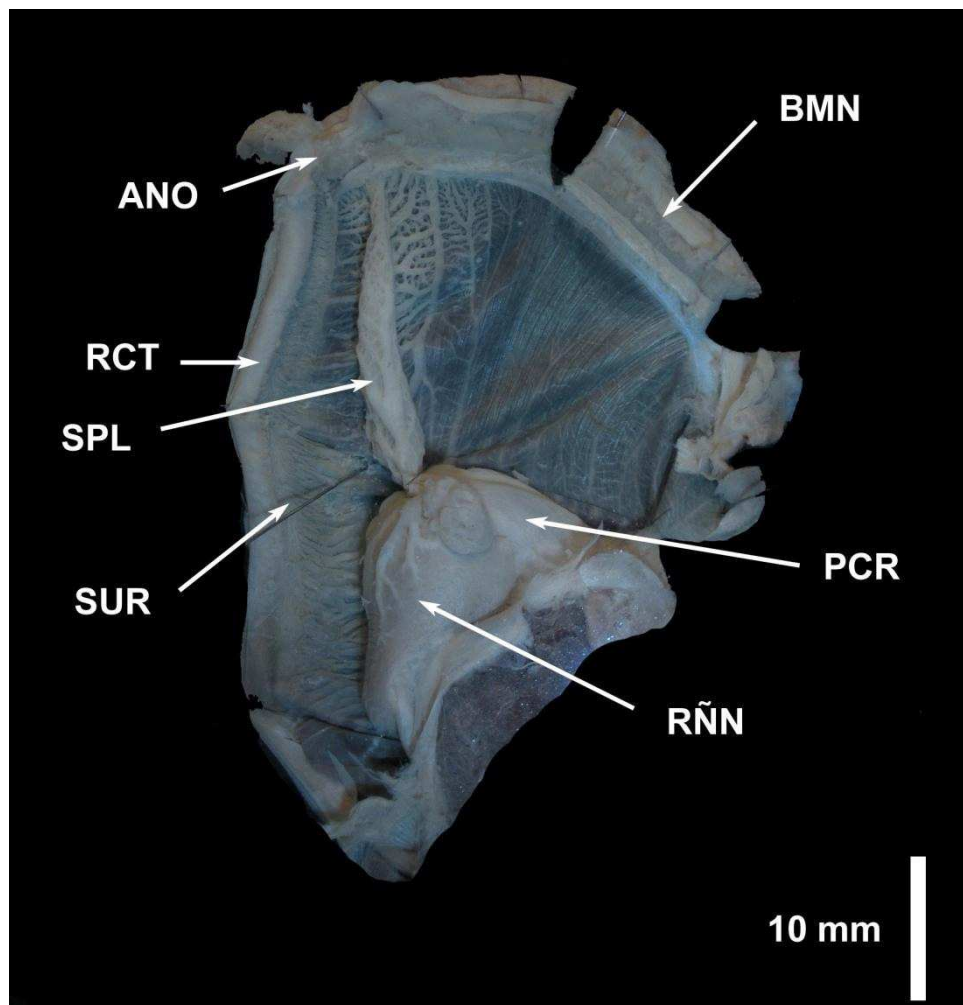


Figura 28. Complejo paleal de *M. separabilis* procedente de Ambo (dpto. Huánuco). BMN: borde del manto; RÑN: riñón; PCR: pericardio; RCT: recto; PUR: poro urinario; SPL: septo pulmonar; SUR: surco urinario; ANO: ano.

Tabla 12. Proporciones entre las longitudes del riñón y septo pulmonar para *M. separabilis*.

Proporciones Especie	Longitud del riñón/ Long. del septo pulmonar	Proporción aproximada
<i>M separabilis</i>	0.797	~4/5

6.1.2.2.4. Glándula pedal:

La glándula pediosa en *M. separabilis* se caracteriza por ser alargada y deprimida, tiene un largo de 23.60 mm y abarca toda la longitud de la cavidad visceral (Figura 29), en el individuo fijado (pie contraído). Presenta una forma triangular alargada con bordes lobulados. El tercio anterior es de ancho constante y va disminuyendo hacia el extremo posterior, que es delgado y romo. Sobre su extremo anterior está cubierto por un par de haces musculares oblicuos, transversales y delgados. Una delgada membrana transparente cubre dorsalmente su tercio anterior, entre los dos haces de músculo oblicuo y el primer par de ramas nerviosas en relación a los ganglios cerebroides. Su tercio posterior está sujeto al pie por escasas fibras que vienen de sus bordes laterales. La cápsula de la glándula no permite visualizar el cuerpo glandular. El lumen es reducido, abarca toda la longitud de la glándula y su ancho está en función al ancho de la glándula.

El cuerpo glandular propiamente dicho es muy prominente y oblitera casi todo el lumen. Está sujeto al techo y a las paredes laterales de la cápsula por delgadas proyecciones, cuyos puntos de inserción son intercalados. Es de color cremoso y superficie lisa, presenta un surco longitudinal que se extiende en el tercio anterior del cuerpo glandular. Es poco profundo y se va haciendo más angosto conforme avanza hacia el lado posterior.

En el interior se observan acinos glandulares separados por las proyecciones del techo de la cápsula. Estas separaciones son incompletas ya que los acinos pueden llegar a tener contacto.

El piso de la cápsula es liso y presenta en la línea media del tercio anterior un pequeño levantamiento, denominado cresta, es poco conspicuo. Ésta coincide con el inicio del surco del cuerpo glandular.

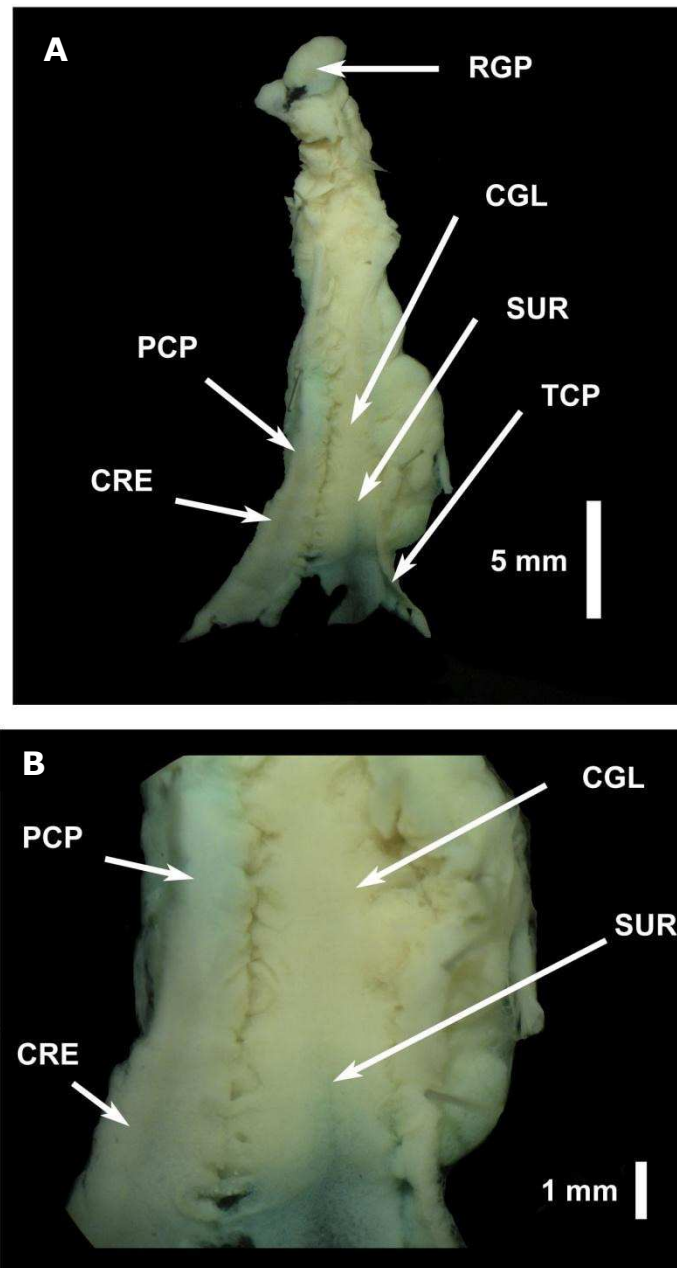


Figura 29. Glándula pedal de *M. separabilis* procedente de Ambo (Huánuco). (A) Vista ventral con la capsula abierta. (B) Vista anterior y ventral de la glándula. TCP: techo de la cápsula; PCP: piso de la cápsula; SUR: surco; CRE: cresta; CGL: cuerpo glandular; RGP: región posterior.

6.2. Análisis de alometría:

Empleando conchas de neonatos, juveniles y adultos se obtuvieron las medidas de largo de la concha y diámetro mayor de la concha para los morfotipos “San Martín” y “Cusco” de *Megalobulimus capillaceus* y *M. separabilis*, para los que se obtuvo el material suficiente para el análisis de alometría. Los datos fueron linealizados a través de la transformación a logaritmo en base 10:

6.2.1. Análisis de regresión lineal

Producto de la regresión lineal, se obtuvieron valores para los parámetros alométricos (Tabla 13). El mayor valor de “b” lo obtuvo el morfotipo “Cusco”. Éste muestra una tendencia a un mayor incremento de su diámetro mayor con respecto a la altura de la concha, en relación al morfotipo “San Martín” y *M. separabilis*. Asimismo, el parámetro “a” indica que el morfotipo “San Martín” tiene un valor más alto de “diámetro mayor de la concha”, ya que entre los dos morfotipos, es el de San Martín, el que tiene el mayor valor de “a”. Esto indica que, desde neonato, el morfotipo “San Martín” es más ancho que el morfotipo “Cusco”. Se observa también entre los individuos de San Martín y Cusco con un mismo valor de diámetro mayor de la concha, son los individuos de Cusco los que presentan una mayor altura de la concha. Se observa además que estas rectas no son paralelas sino convergentes al alcanzar las dimensiones del adulto existe mayor proximidad entre éstas respecto a cuando son neonatos (Figura 30, 31 y 32).

La pendiente (“b”) de la ecuación de la recta de *M. separabilis* fue la menor. Esto indica el mínimo incremento, con respecto a los morfotipos de “San Martín” y “Cusco” de *M. capillaceus*, que presenta para su diámetro mayor mientras aumenta la altura de su concha (Figura 31 y 32).

Tabla 13. Parámetros alométricos para las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo del Perú

<i>Parámetros alométricos</i> <i>Especies</i>	<i>a</i>	<i>b</i> <i>Parámetro alométrico</i>
<i>M. capillaceus</i> morfotipo “San Martín”	1.952	0.746
<i>M. capillaceus</i> morfotipo “Cusco”	1.565	0.788
<i>M. separabilis</i>	2.008	0.700

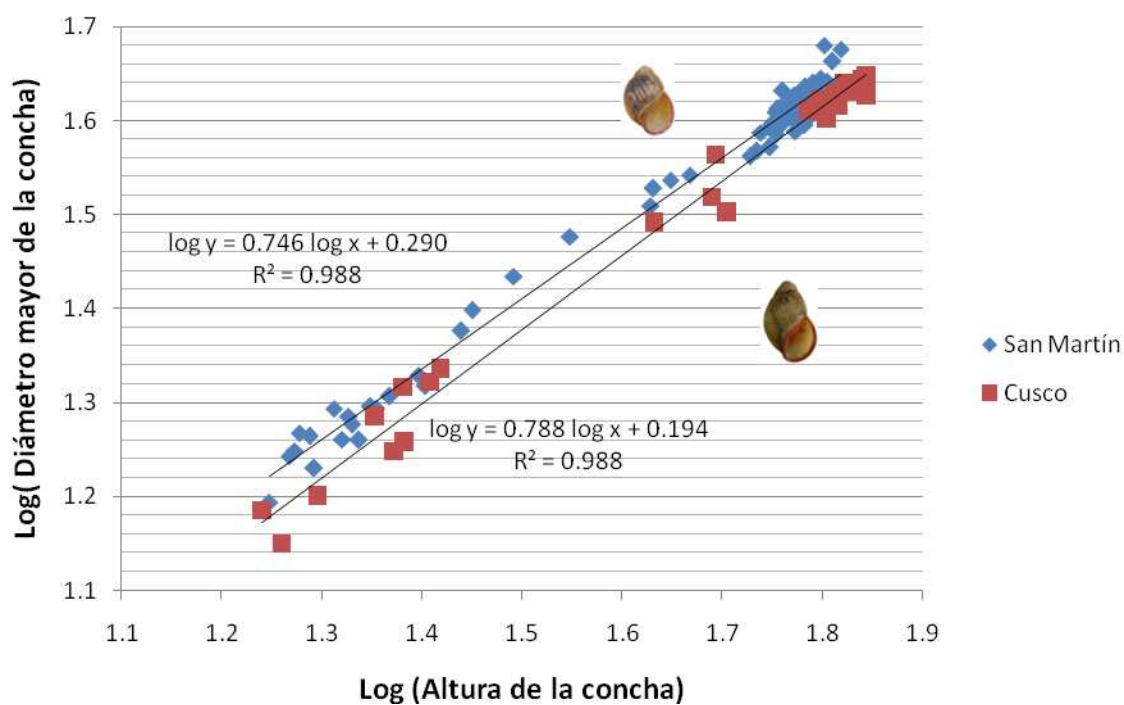


Figura 30. Relación lineal entre el logaritmo de altura de la concha y logaritmo del diámetro mayor de la concha para los morfotipos de San Martín y Cusco de *M. capillaceus*.

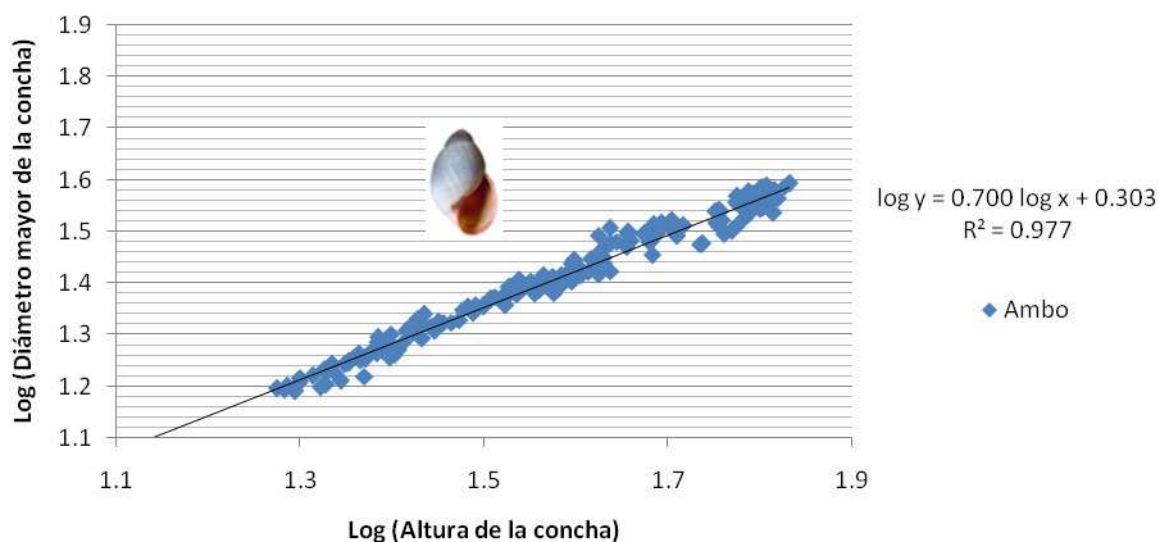


Figura 31. Relación lineal entre el logaritmo de altura de la concha y logaritmo del diámetro mayor de la concha para *M. separabilis*.

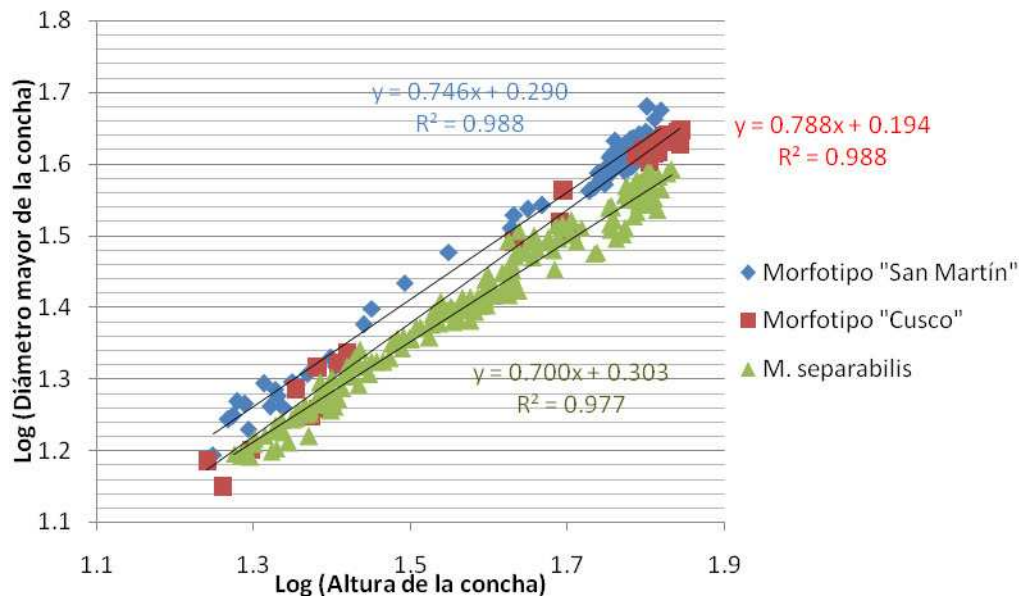


Figura 32. Relación lineal entre el logaritmo de altura de la concha y logaritmo del diámetro mayor de la concha para *M. capillaceus* (Morfotipo "San Martín" y "Cusco") y *M. separabilis* (Ambo).

6.2.2. Curva real

De los valores obtenidos para cada una de las constantes se aprecia que la tendencia de crecimiento, expresadas en una curva de crecimiento real, para los morfotipos "San Martín" y "Cusco" difieren básicamente en la altura de la concha. Durante el crecimiento éstos presentan valores de "diámetro mayor de la concha" muy similares, estos mantienen una altura distinta que se evidencia desde neonatos hasta adultos. Ya en la etapa adulta se observa que el morfotipo "San Martín" mantiene un mayor diámetro mayor y menor altura frente al morfotipo de "Cusco" cuyos especímenes adultos se presentan elongados y más delgados. En tanto que *M. separabilis* se muestra al principio con medidas similares al morfotipo "Cusco", para luego, en el estado adulto, tener menores medidas de "diámetro mayor de la concha" (Figura 33 ,34 y 35).

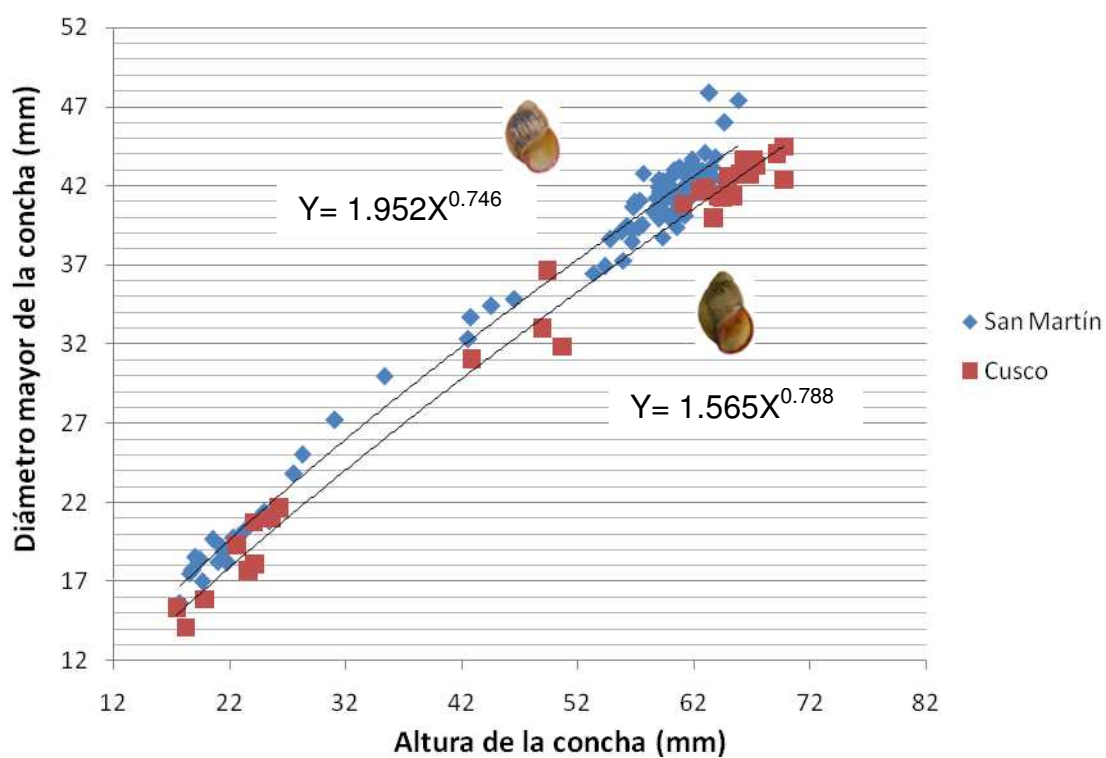


Figura 33. Gráficas de dispersión de puntos del diámetro mayor en relación a la altura de la concha de morfotipos de *M. capillaceus*. (A) Morfotipo "San Martín" y (B) Morfotipo "Cusco".

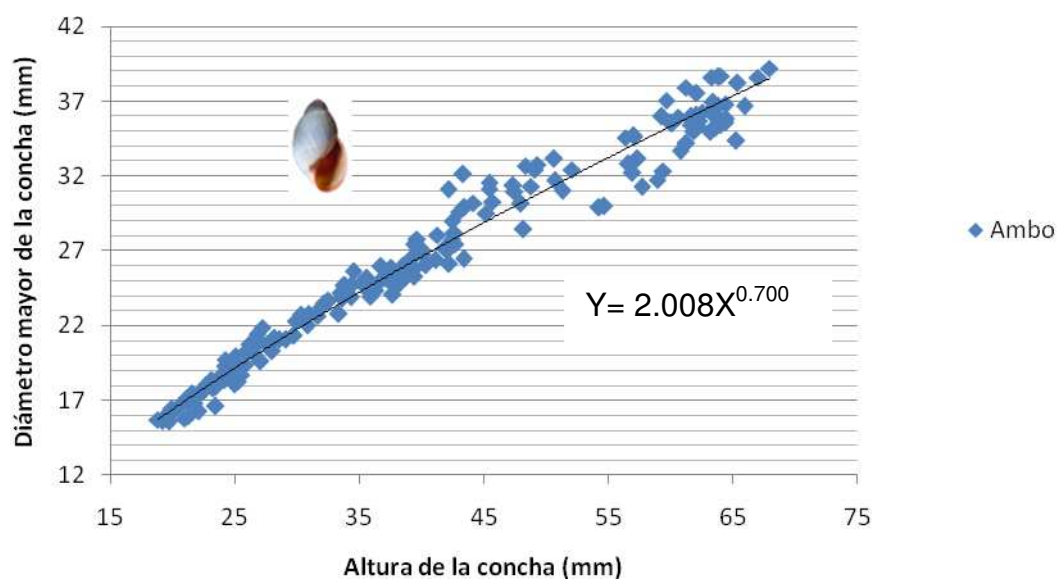


Figura 34. Gráficas de dispersión de puntos del diámetro mayor en relación a la altura de la concha de *M. separabilis* (Ambo).

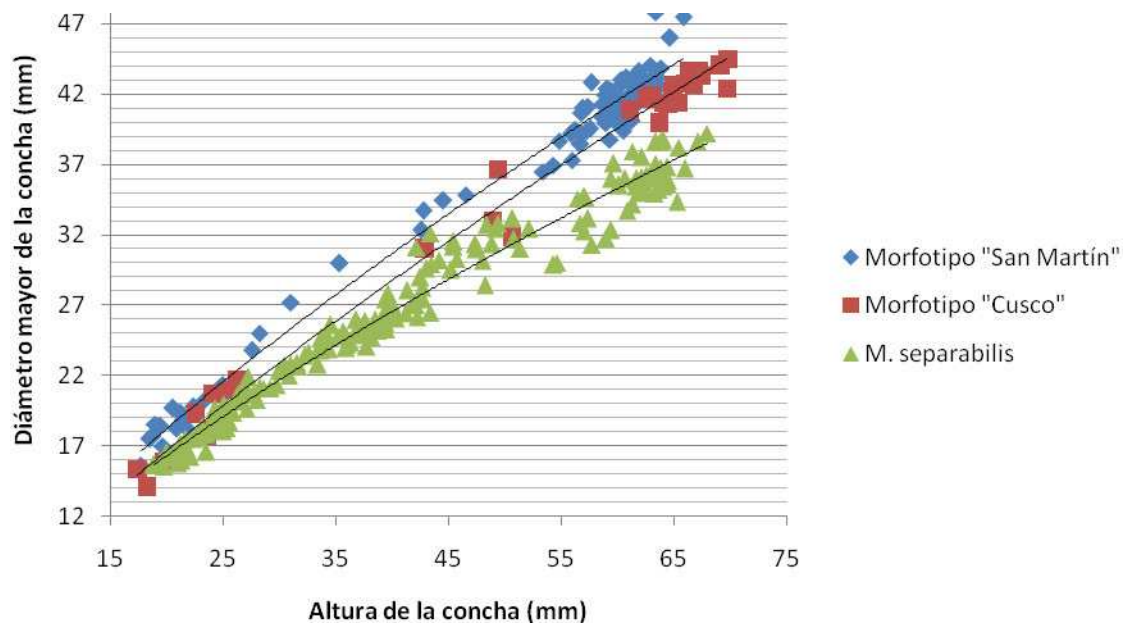


Figura 35. Gráficas de dispersión de puntos del Diámetro mayor en relación a la altura de la concha de *M. capillaceus* (Morfotipo "San Martín" y "Cusco") y *M. separabilis* (Ambo).

6.3. Análisis Multivariado

Para el desarrollo del análisis multivariado se consideraron dos especies de *Megalobulimus* procedentes de Argentina. Aquí se indican los estadísticos básicos para cada especie

***M. musculus* (d'Orbigny, 1837)**

Procedente de la localidad de Libertador – Argentina

Tabla 14. Estadísticos básicos de la concha de *Megalobulimus musculus*:

<i>Megalobulimus musculus</i> – (n = 3)	Min.	Max.	Media	D.E.
Altura	60.42	64.3	62.17	1.97
Diámetro mayor de la concha	37.85	40.42	38.88	1.36
Posición del diámetro mayor	27.86	31.6	29.59	1.89
Longitud de la espira	12.36	13.47	12.82	0.58
Altura de la apertura	29.20	33.55	31.12	2.21
Ancho de la apertura	18.97	22.48	20.23	1.95
Diámetro Lateral	33.93	36.32	34.82	1.3
Número de vueltas	5.5	5.5	5.5	0

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de la muestra

***M. lorentzianus* (Döering, 1876)**

Procedente de la localidad de Tucumán – Argentina

Tabla 15. Estadísticos básicos de la concha de *Megalobulimus lorentzianus* :

<i>Megalobulimus lorentzianus</i> (n = 1)	Medida
Altura	88.54
Diámetro mayor de la concha	57.72
Posición del diámetro mayor	44
Longitud de la espira	18.35
Altura de la apertura	39
Ancho de la apertura	22.67
Diámetro Lateral	52.74
Número de vueltas	5.7

Min: Valor mínimo; Max: Valor máximo; D.E.: Desviación estándar; n: Tamaño de la muestra

6.3.1. La concha

6.3.1.1. Los resultados del ACP y AFCD ejecutados con el primer conjunto de datos (*M. capillaceus*, *M. separabilis*, *M. musculus* y *M. lorentzianus*) son:

En el ACP, las dos primeras componentes explicaron el 89.99% de la variación total. La primera componente acumuló un 57.47% de variación total y las variables que mejor explicaron esta variación fueron el diámetro lateral (0.960) y el diámetro mayor de la concha (0.928). La segunda componente explicó un 32.53 % de la variación total y las variables que explicaron mejor esta variación fueron la altura de la concha (0.958) y la posición del diámetro mayor (0.859) (Tabla 16). En el AFDC, las cuatro primeras funciones acumularon el 100% de la variación total. La primera función acumuló un 88.5% de variación total y las variables que mejor explicaron esta variación fueron el diámetro lateral (0.731) y de lejos el diámetro de la concha (0.415). La segunda componente acumuló un 8.3 % de la variación total y las variables que explicaron mejor esta variación fueron la posición del diámetro mayor (0.807) y la altura de la concha (0.791). La primera función explica de manera tajante, que la diferencia entre los grupos, es básicamente el diámetro lateral de la concha (Tabla 17).

Tabla 16. Matriz de componentes principales obtenidas para siete variables de la concha de cuatro especies de *Megalobulimus*.

Variables	Componente	
	1	2
Altura de la concha	0.214	0.958
Diámetro mayor de la concha	0.928	0.224
Posición del diámetro mayor	-0.474	0.859
Longitud de la espira	-0.714	0.658
Altura de la abertura	0.885	0.262
Ancho de la abertura	0.823	0.262
Diámetro lateral	0.960	0.017
Varianza total explicada	57.47%	32.53%

Tabla 17. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para siete variables de la concha de cuatro especies de *Megalobulimus*.

Variables	Función			
	1	2	3	4
Diámetro lateral	0.731	0.482	0.247	0.176
Posición del diámetro mayor	-0.293	0.807	0.221	0.089
Altura de la concha	-0.012	0.791	0.476	0.129
Longitud de la espira	-0.397	0.608	-0.234	0.371
Diámetro mayor de la concha	0.415	0.490	0.220	-0.036
Altura de la abertura	0.255	0.260	0.663	-0.353
Ancho de la abertura	0.194	0.076	0.611	0.486
Varianza total explicada	88.5%	8.3%	2.1%	1.1%

En la gráfica de dispersión de puntos de las dos primeras componentes principales, se observa la gran diferencia que existe entre *M. lorentzianus* con las otras tres especies. Esta marcada diferencia se aprecia a simple vista ya que no sólo es mayor en tamaño sino en proporciones. La concha de *M. lorentzianus* es proporcionalmente más ancha que de las otras tres especies. Además, se aprecia que *M. capillaceus* y *M. separabilis* forman grupos completamente diferenciados mientras que *M. musculus* se ubica entre estos dos últimos pero con mayor similitud hacia *M. capillaceus*, en especial al morfotipo “Cusco” (Figura 36).

Gráficamente, empleando las dos primeras funciones discriminantes, se observa que *M. lorentzianus* mantiene proporciones que lo diferencian grandemente de otros *Megalobulimus* aquí estudiados. De manera similar a la grafica del ACP, se mantiene la diferenciación de *M. capillaceus* y *M. separabilis* además de la ubicación intermedia de *M. musculus* (Figura 37).

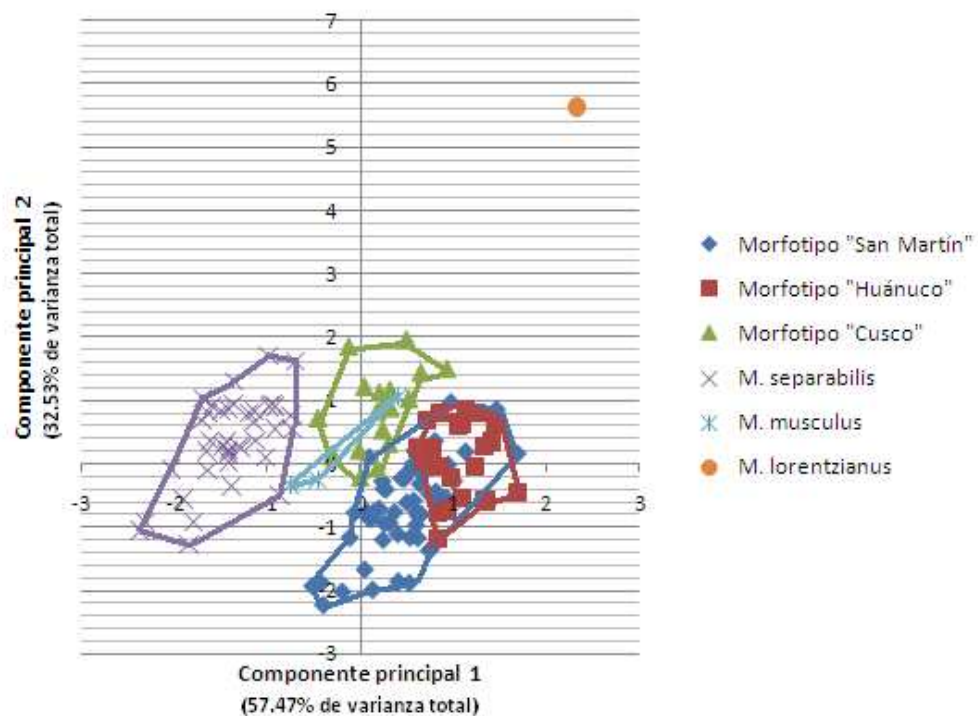


Figura 36. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de *M. capillaceus*, *M. separabilis*, *M. musculus* y *M. lorentzianus*. La primera componente acumuló 57.47% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "longitud del diámetro lateral"). La segunda componente acumuló 32.53% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "altura de la concha").

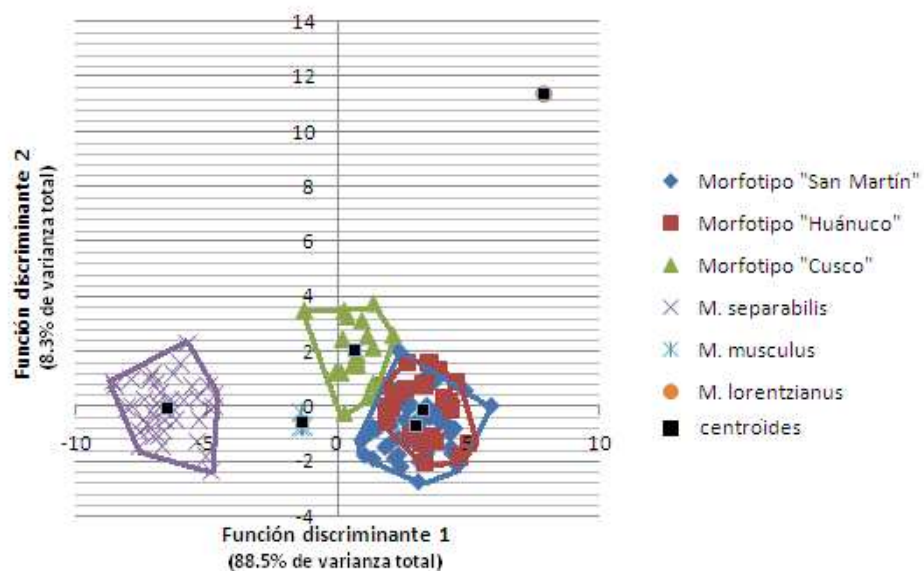


Figura 37. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de *M. capillaceus*, *M. separabilis*, *M. musculus* y *M. lorentzianus*. La primera función acumuló 88.5% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "longitud del diámetro lateral"). La segunda función acumuló 8.3% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "posición del diámetro mayor").

6.3.1.2. Los resultados del ACP y AFCD ejecutados con el segundo conjunto de datos (*M. capillaceus*, *M. separabilis* y *M. musculus*) son:

Las dos primeras componentes explican el 89.81% de la variación total. La primera componente explicó un 60.13% de variación total y las variables que mejor explicaron esta variación fueron el diámetro lateral (0.964) y el diámetro mayor de la concha (0.919). La segunda componente explicó un 29.68 % de la variación total y las variables que explicaron mejor esta variación fueron la altura de la concha (0.977) y la posición del diámetro mayor (0.742), como en el primer análisis (Tabla 18).

En el AFDC, las cuatro primeras funciones explican el 100% de la variación total. La primera función acumuló un 92.9% de variación total y las variables que mejor explicaron esta variación fueron el diámetro lateral (0.711) y de lejos el diámetro de la concha (0.396). La segunda componente acumuló un 4.2 % de la variación total y las variables que explicaron mejor esta variación fueron altura de la concha (0.7.39) y la posición del diámetro mayor de la concha (0.732) (Tabla 19).

Tabla 18. Matriz de componentes principales obtenidas para siete variables de la concha de *M. capillaceus*, *M. separabilis* y *M. musculus*.

Variables	Componente	
	1	2
Altura de la concha	0.054	0.977
Diámetro mayor de la concha	0.919	0.245
Posición del Diámetro mayor	-0.640	0.742
Longitud de la espira	-0.822	0.509
Altura de la abertura	0.852	0.366
Ancho de la abertura	0.789	0.345
Diámetro lateral	0.964	0.032
Varianza total explicada	60.13%	29.68%

Tabla 19. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para siete variables de la concha de *M. capillaceus*, *M. separabilis* y *M. musculus*.

Variables	Función			
	1	2	3	4
Diámetro lateral	0.711	0.444	0.234	0.356
Altura de la concha	-0.042	0.739	0.449	0.391
Posición del diámetro mayor	-0.325	0.732	0.195	0.308
Diámetro mayor de la concha	0.396	0.501	0.198	0.128
Ancho de la abertura	0.188	-0.039	0.631	0.491
Altura de la abertura	0.249	0.421	0.631	-0.185
Longitud de la espira	-0.422	0.449	-0.240	0.630
Varianza total explicada	92.9%	4.2%	2.3%	0.6%

En la gráfica de dispersión de puntos de las dos primeras componentes principales, se observa que *M. capillaceus* y *M. separabilis* forman grupos sin superposición. *M. capillaceus* se muestra como un grupo con una concha más ensanchada, en especial los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”. El morfotipo “Huánuco” se mantiene dentro del morfoespacio del morfotipo de “San Martín” siendo similar con los especímenes de mayores proporciones de San Martín. El morfotipo “Cusco” mantiene un morfoespacio sin superposición con los otros dos morfotipos de *M. capillaceus*. La posición intermedia de *M. musculus* se mantiene, pero tiene una ligera proximidad al morfoespacio del morfotipo “Cusco” (Figura 38).

En la gráfica, utilizando las dos primeras funciones discriminantes, la primera función discrimina a cada una de las especies en base a su diámetro, siendo *M. separabilis* la especie con el menor ancho y *M. capillaceus* el de mayor ancho, en tanto que *M. musculus* se mantiene intermedio. La similitud entre los morfotipos de “San Martín” y “Huánuco” queda reafirmada al observarse el morfoespacio de “Huánuco” dentro del morfoespacio del morfotipo de San Martín. A pesar de que al inicio del análisis fueron considerados grupos independientes, resultaron dentro de un solo morfoespacio. Todo lo contrario para el morfotipo de “Cusco” cuyo morfoespacio es completamente independiente al de los otros morfotipos (Figura 39).

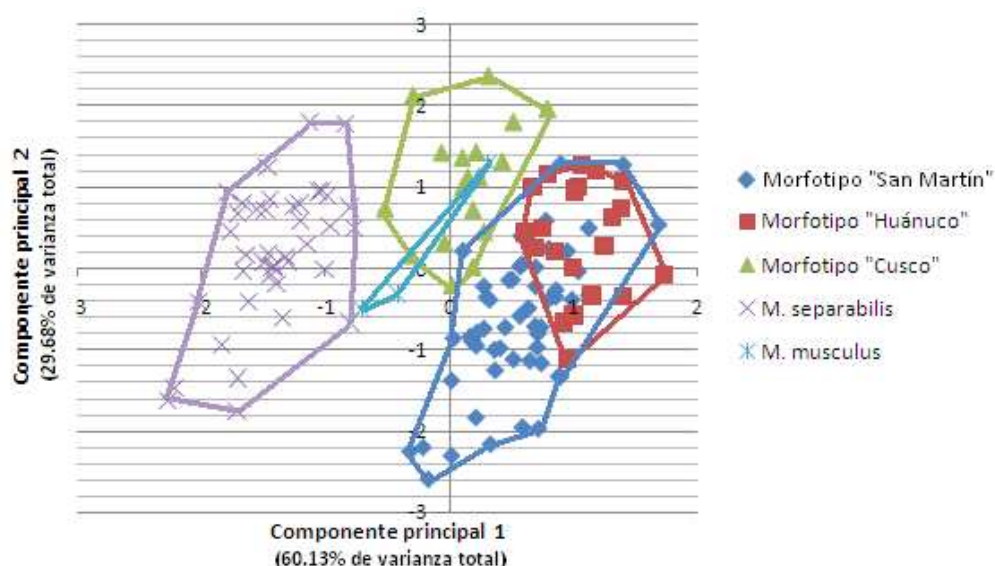


Figura 38. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de *M. capillaceus*, *M. separabilis* y *M. musculus*. La primera componente acumuló 60.13% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "longitud del diámetro lateral"). La segunda componente acumuló 29.68% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "altura de la concha").

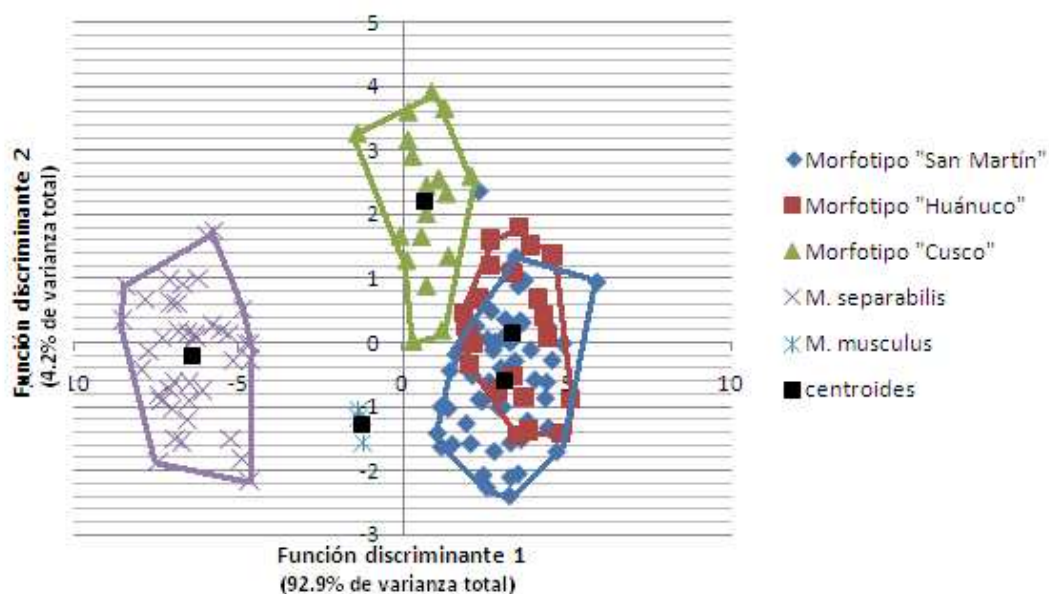


Figura 39. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de *M. capillaceus*, *M. separabilis* y *M. musculus*. La primera función acumuló 92.9% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "longitud del diámetro lateral"). La segunda función acumuló 4.2% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "altura de la concha").

6.3.1.3. Los resultados del ACP y AFCD ejecutados con el tercer conjunto de datos (los tres morfotipos de *M. capillaceus*) son:

Las dos primeras componentes explican el 82,66% de la variación total. La primera componente acumuló un 54.66% de variación total; las variables que explicaron esta variación fueron la altura de la concha (0.889) y el diámetro de la concha (0.885). La segunda componente acumuló un 28.00 % de la variación total; las variables que explicaron mejor esta variación fueron la longitud de la espira (0.843) y la posición del diámetro mayor (0.645) (Tabla 20).

Las dos primeras funciones explican el 100% de la variación total. La primera función acumuló un 73,6% de variación total y las variables que explicaron esta variación fueron la posición del diámetro mayor (0.732) y el tamaño de la espira (0.623). La segunda componente acumuló un 26.4% de la variación total y las variables que explicaron mejor esta variación fueron la altura de la apertura (0.799) y ancho de la apertura (0.648). La primera función diferencia a los grupos en base a las proporciones de la posición del diámetro mayor y la espira (Tabla 21).

Tabla 20. Matriz de componentes principales obtenidas para siete variables de la concha de los tres morfotipos de *M. capillaceus*.

Variables	Componente	
	1	2
Altura de la concha	0.889	0.378
Diámetro mayor de la concha	0.885	-0.203
Posición del Diámetro mayor	0.722	0.645
Longitud de la espira	0.418	0.843
Altura de la abertura	0.762	-0.327
Ancho de la abertura	0.659	-0.520
Diámetro lateral	0.736	-0.521
Varianza total explicada	54,66%	28,00%

Tabla 21. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para siete variables de la concha de los tres morfotipos de *M. capillaceus*.

Variables	Función	
	1	2
Posición del diámetro mayor	0.732	0.285
Longitud de la espira	0.623	-0.188
Altura de la apertura	0.058	0.738
Ancho de la apertura	-0.192	0.608
Altura de la concha	0.543	0.594
Diámetro lateral	-0.168	0.472
Diámetro mayor de la concha	0.078	0.397
Varianza total explicada	73,6%	26,4%

En la gráfica de dispersión de puntos de las dos primeras componentes, la primera ayuda a distinguir que el morfotipo “Huánuco” presenta conchas de mayor altura que las conchas del morfotipo “San Martín”. Además, el morfoespacio del morfotipo “Cusco” es independiente del morfoespacio de los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”. En tanto que la segunda componente ayuda a diferenciar estos grupos, indicando que el morfotipo “Cusco” es el que presenta conchas con una espira y una posición de diámetro mayor de mayor longitud (Figura 40).

De la grafica de dispersión de puntos de las dos primeras funciones, la primera discrimina dos morfoespacios. El morfoespacio de la derecha corresponde a las conchas del morfotipo “Cusco”, mientras que el morfoespacio de la izquierda abarca a los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”. Es clara la superposición entre las conchas de los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”. La segunda función permite diferenciar entre los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”, siendo este último el que presenta conchas con mayor altura y mayor ancho de la abertura (Figura 41).

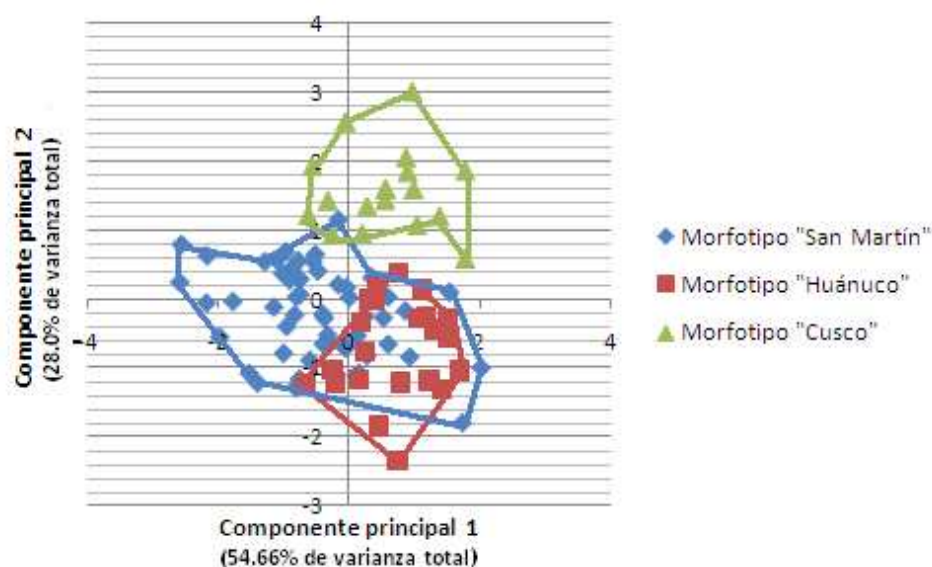


Figura 40. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de *M. capillaceus*. La primera componente acumuló 54.66% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "altura de la concha"). La segunda componente acumuló 28.0% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "longitud de la espira").

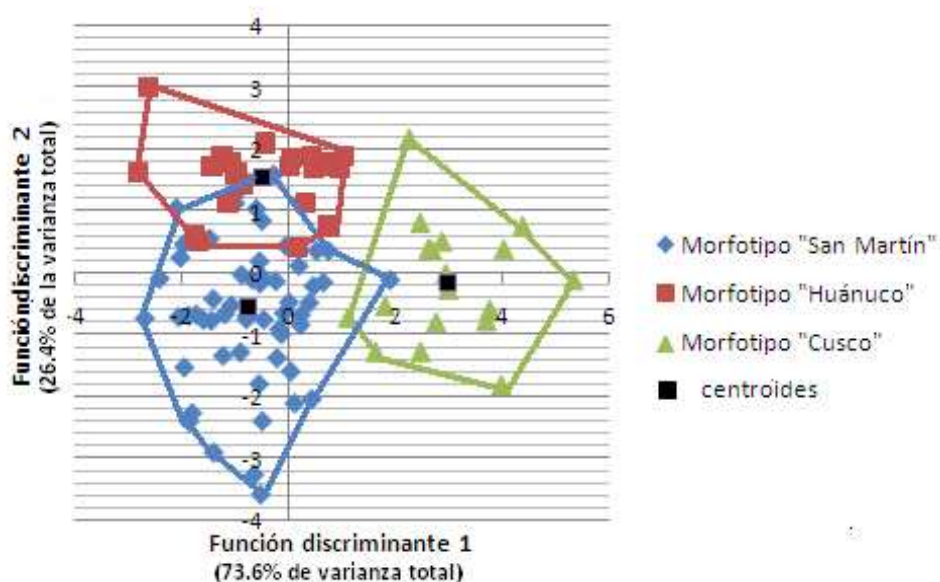


Figura 41. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la concha para los tres morfotipos de *M. capillaceus*. La primera función acumuló 73.6% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "posición del diámetro mayor"). La segunda función acumuló 26.4% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue "altura de la abertura").

6.3.2. Sistema reproductor:

Para la variación del sistema reproductor se consideraron las siguientes variables: longitud del pene (Lpn), longitud del epífalo (Lep), longitud del músculo retractor del pene (Lmr), longitud del flagelo (Lfl), longitud de la vagina (Lvg), longitud del oviducto libre (Lov), longitud del divertículo del oviducto (Ldov), longitud del conducto de la bursa espermatológica (Lcb), longitud del espermioviducto (Leo), longitud de la espermateca (Les), diámetro de la espermateca (Des) y longitud del conducto hermafrodita (Lch). Ver Figura 5c.

Estas variables se obtuvieron para 21 individuos de *Megalobulimus capillaceus* (11 de San Martín, 5 de Huánuco y 5 de Cusco). En el análisis multivariado no se consideró la genitalia de *M. separabilis* pues difiere considerablemente de la genitalia de *M. capillaceus*. Con las medidas de la genitalia se desarrollaron dos análisis: Análisis de componentes principales (ACP) y Análisis de Funciones discriminantes canónicos (AFCD).

En el ACP, las dos primeras componentes acumularon el 55,81% de la variación total. La primera componente acumuló la mayor varianza (37.20%) y las variables que mejor explicaron la variación fueron la longitud del pene (0.857) y la longitud de la vagina (0.802). La segunda componente acumuló el 18.61% de la variación total y las variables que mejor la explicaron fueron longitud del músculo retractor del pene (0.777) y la longitud del oviducto libre (0.702) (Tabla 22). La primera componente nos está explicando que existe gran variabilidad en la medida de los órganos que tienen el contacto directo al momento de la cópula y que individuos con penes grandes también poseen vaginas grandes. En cuanto a la segunda componente nos explica que individuos con un músculo retractor largo poseen oviductos también largos.

En el AFDC, dos funciones explicaron el 100% de la variación total. La primera función acumuló la mayor varianza (78.3%), cuyas variables que mejor explicaron dicha variación fueron la longitud del espermioviducto (0.302) y la longitud de la pene (0.221). La segunda componente acumuló el 21.7% de la variación total y las variables que explicaron mejor esta variación fueron el diámetro del saco glandular anexo (0.501), la longitud del conducto hermafrodita (0.408) y la longitud de la vagina (0.402) (Tabla 23).

Tabla 22. Matriz de componentes principales obtenidas para 12 variables de la genitalia de *M. capillaceus sensu lato*.

Variables	Componente			
	1	2	3	4
Longitud del pene	0.857	-0.278	-0.029	0.216
Longitud del epífalo	0.615	0.507	-0.390	-0.058
Longitud del músculo retractor del pene	0.049	0.777	0.439	-0.005
Longitud del flagelo	0.520	0.393	-0.276	-0.562
Longitud de la vagina	0.802	-0.014	0.443	0.054
Longitud del oviducto libre	0.145	0.702	0.073	0.280
Longitud del divertículo del oviducto	0.501	0.215	0.512	-0.178
Longitud del conducto de la bursa	0.412	0.440	-0.358	0.614
Longitud del espermioviducto	0.698	-0.395	-0.076	-0.033
Longitud del saco glandular anexo	0.737	0.076	-0.312	-0.356
Diámetro del saco glandular anexo	0.672	-0.260	0.502	0.050
Longitud del conducto hermafrodita	0.715	-0.420	-0.200	0.207
Varianza total explicada	37.20%	18.61%	11.73%	8.57%

Tabla 23. Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas obtenidas para 12 variables de la genitalia de *M. capillaceus sensu lato*.

Variables	Función	
	1	2
Longitud del pene	0.221	0.501
Longitud del epífalo	-0.069	0.091
Longitud del músculo retractor del pene	-0.106	-0.034
Longitud del flagelo	-0.116	0.273
Longitud de la vagina	0.179	0.402
Longitud del oviducto libre	0.057	-0.067
Longitud del divertículo del oviducto	0.057	0.055
Longitud del conducto de la bursa	-0.052	0.157
Longitud del espermioviducto	0.302	0.217
Longitud del saco glandular anexo	-0.046	0.150
Diámetro del saco glandular anexo	0.169	0.501
Longitud del conducto hermafrodita	0.120	0.408
Varianza total explicada	78.3%	21.7%

Gráficamente, tomando en consideración las dos primeras componentes, se apreció que los morfotipos “San Martín” y Huánuco” presentan morfoespacios con superposición, mientras que el morfotipo “Cusco” se mantiene al margen. La primera componente agrupa a la mayoría de individuos de los morfotipos “San Martín” y

“Huánuco” por presentar penes y vaginas de mayores proporciones. En tanto que la segunda componente ayuda a separar morfoespacios para el morfotipo “Cusco”, por presentar un epífalo, oviducto libre y músculo retractor del pene proporcionalmente más grandes (Figura 42). En tanto que el AFDC ayuda a diferenciar mejor los tres morfotipos. En la gráfica de las dos primeras funciones discriminantes de AFDC, se observa aislado al morfotipo “San Martín” por presentar espermioviductos y penes de mayores proporciones. En tanto que el morfotipo “Cusco” se diferencia por presentar penes, vaginas, espermioviductos y un saco glandular anexo proporcionalmente más pequeños (Figura 43).

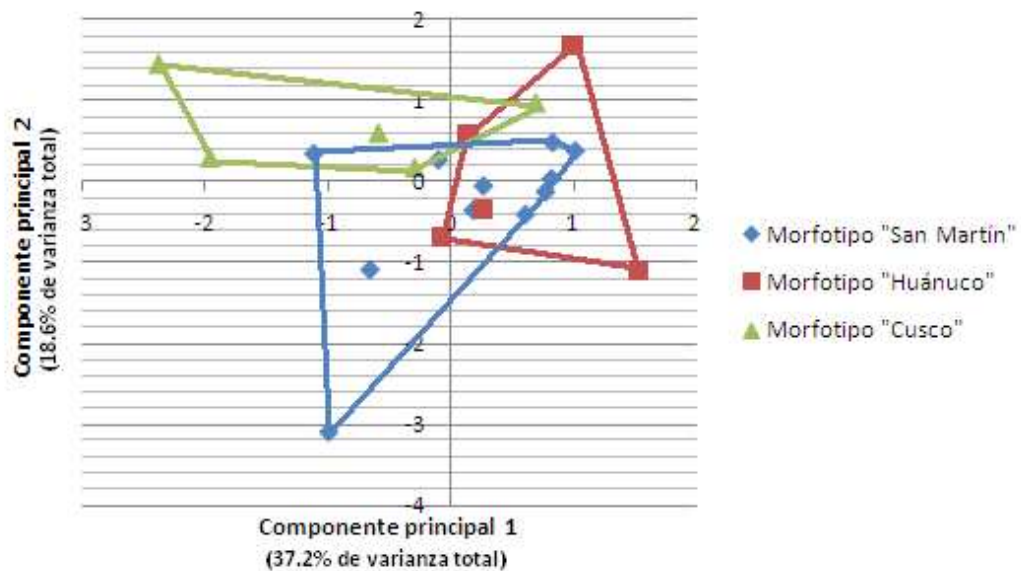


Figura 42. Gráfica de dispersión producto del análisis de componentes principales a partir de las medidas de la genitalia de los tres morfotipos de *M. capillaceus*. La primera componente acumuló 37.20% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue la “longitud del pene”). La segunda componente acumuló 18.62% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue la “longitud del músculo retractor del pene”).

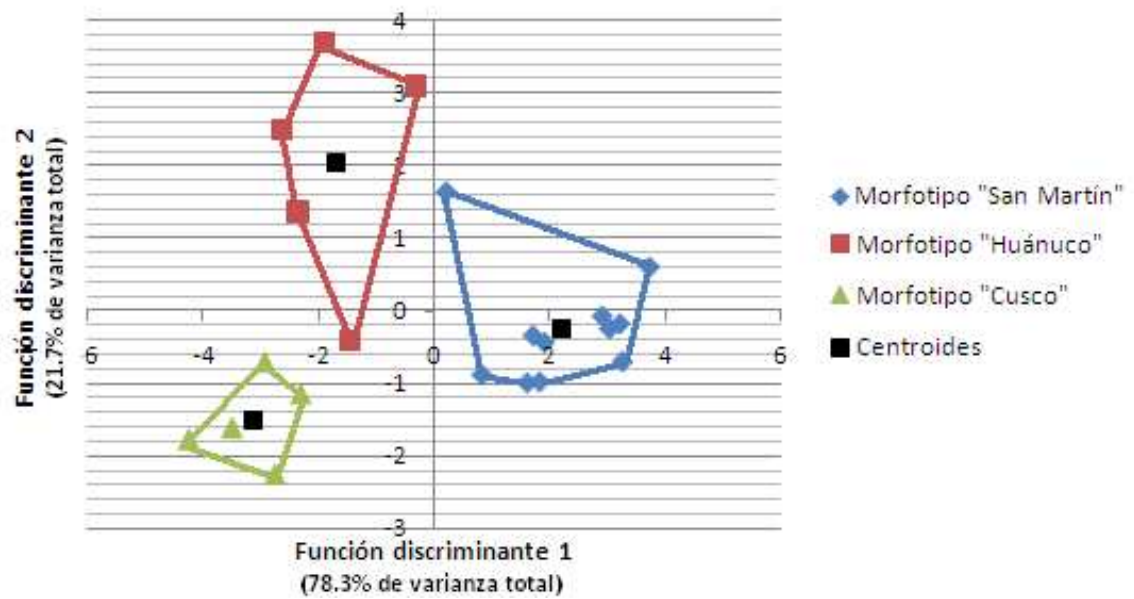


Figura 43. Gráfica de dispersión producto del análisis de funciones discriminantes canónicas a partir de las medidas de la genitalia de los tres morfotipos de *M. capillaceus*. La primera función acumuló 78.3% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue la "longitud del espermioviducto"). La segunda función acumuló 21.7% de la varianza total (la variable que mejor explicó esta variación fue el "diámetro del saco glandular anexo").

6.4. Biogeografía ecológica:

Además de las localidades mencionadas en la Tabla 1, se tienen las referencias geográficas para los especímenes custodiados en el Departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), de las colecciones del Florida Museum of Natural History (FLMNH), del Museum of Comparative Zoology of Harvard University (MCZ – HU) y del Field Museum of Natural History (FMNH) disponibles a través de internet (Tabla 24 y 25).

6.4.1. *Megalobulimus capillaceus*

Localidad Tipo: Pfeiffer en la descripción original de *M. capillaceus*, la reporta para “bancos del río Solimoes”, Alto Amazonas, probablemente en el noreste de Perú. Además, la reporta para Moyobamba – San Martín, Perú.

Bequaert (1948) afirma que *M. capillaceus* podría estar restringida a Perú y Bolivia dado que continuamente se identifica mal a esta especie y se la confunde con *M. intertextus* (descrita para Matto Grosso, Brasil y Buena Vista, Bolivia) y *M. musculus* (descrita para Villarica y Asunción, Paraguay). Incluso en las localidades donde se ha descrito *M. capillaceus* en la provincia Sara - Bolivia, también se ha descrito *M. intertextus*, por lo que también podría haber confusión. Las diferencias de la concha entre estas dos especies son mínimas pero el hábitat de cada una es muy distinto (*M. capillaceus* en un hábitat húmedo y *M. intertextus* en hábitat seco). En el caso particular de las conchas de *M. capillaceus* procedentes de Bolivia y custodiadas en el Field Museum of Natural History of Chicago, una cuidadosa revisión de estos demuestra que corresponden realmente a *M. intertextus*. Esto sustentaría aun más la posibilidad de endemismo para *M. capillaceus* ya que existen especies de distribución restringida, pero no es prueba suficiente para descartar su presencia en Bolivia.

En Perú, *M. capillaceus* se distribuye en tres departamentos (Bequaert, 1948) pero basado en los resultados de anatomía y morfometría se da cuenta que *M. capillaceus* involucra un complejo de especies, los individuos del morfotipo “San Martín” y “Huánuco” frente a los individuos del morfotipo “Cusco”:

Morfotipo “San Martín”: Se presenta, tanto individuos vivos como conchas, en casi todo el dpto. de San Martín donde habita en el bosque seco, así como en chacras y

muy próximo a ellas. Las localidades de colecta en San Martín corresponden a dos zonas de vida: Bosque estacionalmente seco (Tarapoto a 402 msnm, Juan Guerra a 236 msnm, Morales a 305 msnm y Caspizapa a 185 msnm) y Bosque húmedo Premontano tropical (Lamas a 809 msnm y Saposoa a 318 msnm) (Figura 44).

Morfotipo “Huánuco”: En el segundo departamento, Huánuco, *M. capillaceus* fue colectada únicamente en el norte de este departamento, en la provincia de Leoncio Prado. Se colectaron solamente en chacra en Bosque húmedo Premontano Tropical (Aucayacu a 571 msnm y Tingo María a 554 msnm) (Figura 46). Según Bequaert (1948) también está reportado para Ambo, pero en dicha localidad no se llegó a observar ningún espécimen vivo o concha, además esta localidad presenta un ambiente muy seco y contrastante con las localidades anteriormente descritas para *M. capillaceus* (Figura 44).

Morfotipo “Cusco”: Este morfotipo se restringe al norte del departamento de Cusco, en las provincias de La Convención y Urubamba. En estas localidades sólo se le encontró en chacras del distrito de Quillabamba (1094 msnm) y Echarate (1073 msnm) y la zona de vida correspondiente es una transición entre Bosque seco Tropical y Bosque húmedo Tropical (Figura 44).

Entre estos tres departamentos, es Huánuco (Tingo María) el que presenta la mayor precipitación anual donde se presentan más de 2100 mm y además presenta a los individuos de mayores proporciones entre el morfotipo “San Martín” y “Huánuco”. Le sigue Cusco (Quillabamba) con 1477 mm y por último, San Martín con 1425 mm (Moyobamba).

Bequaert (1948) hace mención de un espécimen de *M. capillaceus* colectado por E. A. Smith en 1894 en la localidad de Yurimaguas (Dpto. Loreto). Es importante mencionar que los individuos de esta especie son comúnmente transportadas de un lugar a otro por las personas que los comercializan o consumen. Además es necesario destacar que Yurimaguas es una localidad ubicada a sólo dos horas de Tarapoto, por vía terrestre.

En la evaluación de la presencia de especímenes de *Megalobulimus* con peristoma rojo en los departamentos de Pasco, Junín y Madre de Dios, no se llegó a reportar la presencia de alguna de estas especies.

Tabla 24. Procedencia de las muestras de *M. capillaceus* custodiadas en Museos

País	Dpto/ Estado	Provincia	Localidad	Altitud (msnm)	Colector	Fecha de colecta	Ubicación	Morfotipo
Perú	Cusco	Calca	Pailabamba, Valle de Lares	-	A. Flores	19/02/1970	MHN - UNMSM	Cusco
Perú	Cusco	Urubamba	Machupicchu	2200	A. Flores	10/1986	MHN - UNMSM	Cusco
Perú	Cusco	La Convención	Quellouno	-	A. Flores	23/03/1989	MHN – UNMSM	Cusco
Perú	Cusco	La Convención	Palma Real	1500	A. Flores	23/03/1989	MHN – UNMSM	Cusco
Perú	Cusco	La Convención	Quillabamba	1150	W. K. Weyrauch	-	FMNH	-
Perú	Cusco	La Convención	Valle de La Convención	-	Ceballos	15/02/1950	FMNH	-
Perú	Cusco	Urubamba	Santa Ana	-	-	-	FLMNH	-
Perú	Cusco	Urubamba	Santa Ana	-	W. K. Weyrauch	-	MCZ - HU	-
Perú	San Martín	San Martín	Morales	-	Peter Hocking	23/10/1977	FMNH	-
Perú	San Martín	San Martín	Moyobamba	-	-	-	MCZ - HU	-
Perú	Huánuco	Ambo	Cerca de Ambo	-	W. K. Weyrauch	-	MCZ - HU	-
Bolivia	Santa Cruz	Sara	Buena Vista	-	J. Steinbach	-	MCZ - HU	-
Bolivia	Puente Villa	La Paz	Valle del Río Bení	-	W. K. Weyrauch	10/06/1972	FMNH	-
Bolivia	-	-	-	-	Fulton	-	FLMNH	-
Brasil	-	-	-	-	-	-	FMNH	-
Brasil	Parana	Marigua	-	-	-	-	FLMNH	-
Brasil	Matto Grosso	-	Rio Guapore	-	A. M. Walcott	-	MCZ - HU	-
Paraguay	-	-	-	-	-	-	FLMNH	-
Paraguay	Villarica	-	Tujuty	-	F. Schade	-	MCZ - HU	-
Paraguay	Asunción	-	-	-	-	-	MCZ - HU	-
Argentina	-	-	Entre ríos	-	-	-	MCZ - HU	-

(-): no hay datos disponibles

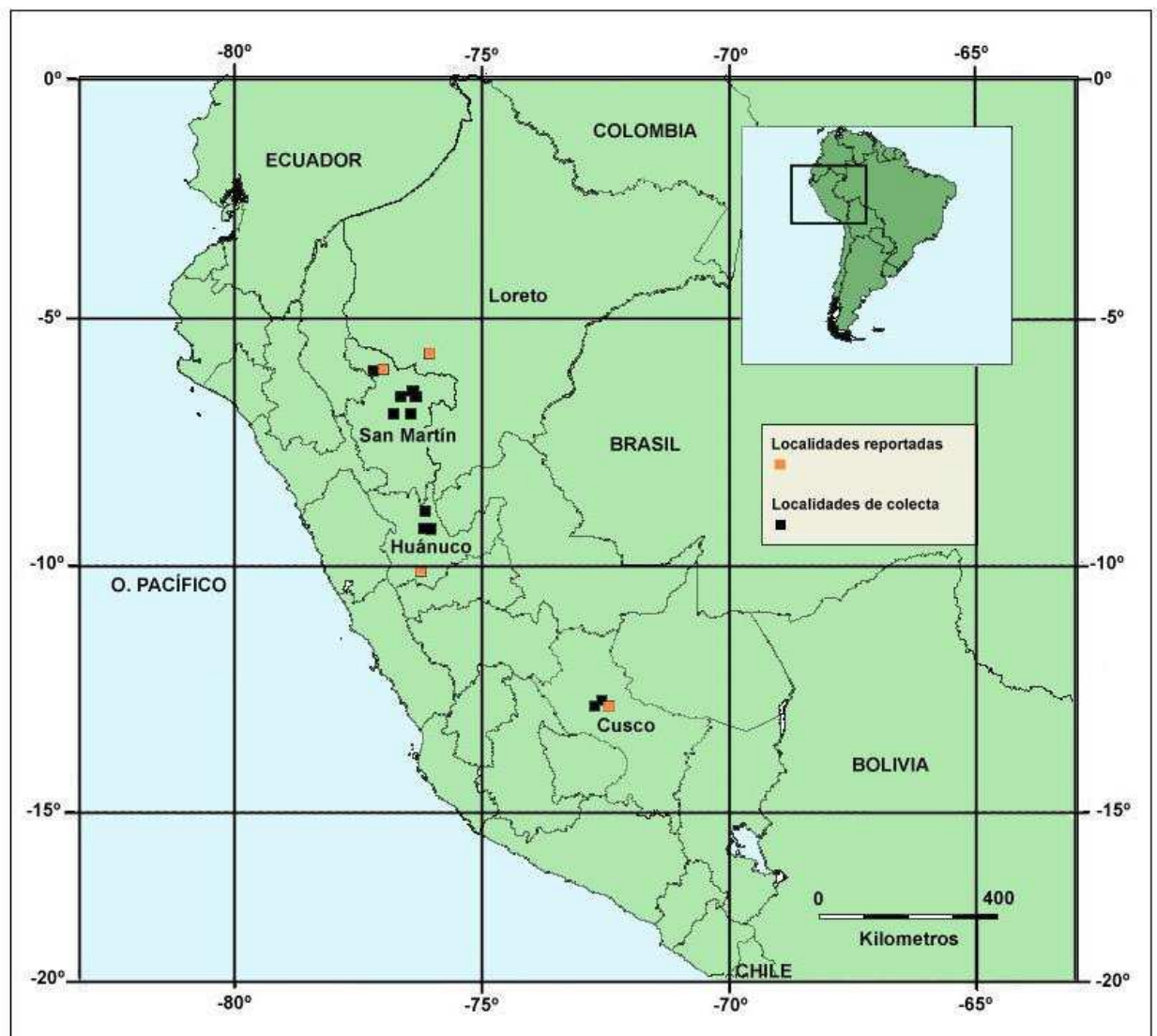


Figura 44. Distribución de los tres morfotipos de *Megalobulimus capillaceus* en el Perú. Cuadros en blanco indican las localidades reportadas por la literatura (Bequaert, 1948). Cuadros negros indican localidades donde se colectaron conchas y especímenes vivos.

6.4.2 *Megalobulimus separabilis*:

Localidad Tipo: Fulton, en la descripción original, no menciona una localidad tipo para esta especie. En 1940, Pilsbry, describe a *Strophocheilus jenksianus*, sinonimia de *M. separabilis*, la cual la reporta para el valle del Alto Huallaga en Huánuco, Perú.

Todos los individuos vivos y gran cantidad de conchas fueron colectados en los cerros de la Provincia de Ambo en las localidades de Ambo y Tomayquichua. Estas localidades corresponden a Estepa espinosa Montano Bajo Tropical y presentan una precipitación anual entre 500 a 750 mm. Eran zonas con escasa vegetación y ambiente seco. Una concha fue colectada en una chacra muy cerca de Tingo María, según el poblador dueño de dicha chacra, este caracol estuvo vivo días atrás. Esta localidad corresponde a Bosque húmedo Premontano Tropical (Figura 45).

Tabla 25. Procedencia de las muestras de *M. separabilis* custodiadas en Museos

Pais	Dpto/ Estado	Provincia	Localidad	Altitud (msnm)	Colector	Fecha de colecta	Ubicación
Perú	Huánuco	Ambo	Tomayquichua	2040	W. K. Weyrauch	-	MCZ - HU
Perú	Huánuco	-	-	-	W. K. Weyrauch	-	MCZ- HU
Perú	Huánuco	Huánuco	6.9 Km al norte de Huánuco	-	F. G. Thompson	11/05/1968	FLMNH
Perú	Huánuco	Huánuco	8.4 al oeste de Huánuco	-	F. G. Thompson	03/10/1969	FLMNH
Perú	Huánuco	Ambo	Ambo	2054	W. K. Weyrauch	-	FMNH

(-): no hay datos disponibles

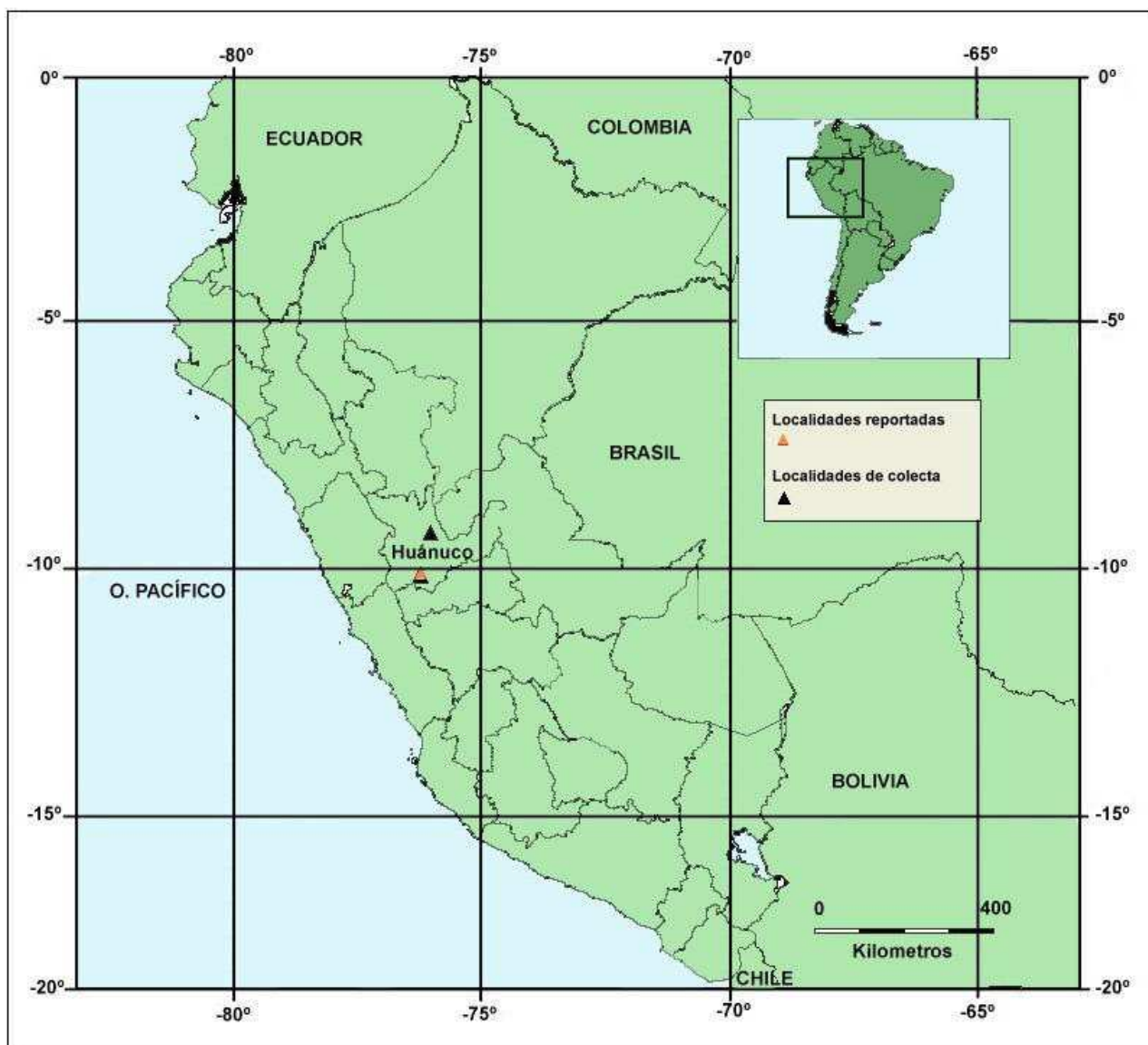


Figura 45. Distribución de *Megalobulimus separabilis* en Perú. Triángulos en blanco indican las localidades reportadas por la literatura (Bequaert, 1948). Triángulos negros indican localidades donde se colectaron conchas y especímenes vivos.

7. Discusión:

Megalobulimus capillaceus y *M. separabilis* son las dos únicas especies de la Familia Megalobulimidae con el borde de peristoma rosado en el Perú. Según la literatura, *M. capillaceus* presenta distribución alopátrida (San Martín/Huánuco – Cusco) y basado en las características de su anatomía y morfometría de los morfotipos aquí descritos, se puede dar cuenta que agrupa a un complejo de especies. En tanto, *M. separabilis* restringe su distribución a un único departamento (Huánuco).

Por su gran tamaño son modelos ideales para los estudios anatómicos en moluscos terrestres, pero su importancia como alimento sumado a la destrucción de sus hábitats colocan a estas especies en una situación delicada.

7.1. La concha: carácter tradicional en la clasificación de gasterópodos

Tradicionalmente la taxonomía de Gasterópodos se basaba en la forma, escultura y coloración de la concha (Bieler, 1992). Diversos autores han cuestionado la validez de la información proporcionada por los caracteres concológicos por ser considerados caracteres plásticos (Kemp & Bertness, 1984; Kool, 1993; Emberton, 1995). Aun así, Schander y Sundberg (2001) demostraron empíricamente que los caracteres de la concha presentan tanta homoplasia como los caracteres de la parte blanda, por lo que el uso de estos no debería ser descartado en reconstrucción filogenética.

La Familia Megalobulimidae es una de las tantas Familias descritas en base a la concha (Bequaert, 1948; Leme 1964) y muy poco conocimiento se tiene acerca de su anatomía interna. Además, las especies de esta Familia presentan conchas muy variables desconociéndose incluso la variabilidad dentro de cada especie (Ramírez *et al.*, 2010).

M. capillaceus está incluido dentro de este vacío de información, tal es así que muchas veces se le identifica incorrectamente como *M. intertextus*, *M. musculus* y a veces como *M. separabilis* con la cual difiere en mayores características con respecto a las dos primeras especies (Bequaert, 1948).

El análisis de componentes principales y de funciones discriminantes canónicas diferenció claramente dos morfotipos dentro de *M. capillaceus*. El morfotipo “San

Martín” y “Huánuco” se discriminaron casi totalmente del morfotipo “Cusco”, por las características de la longitud de la espira y el número de vueltas.

Goodfriend (1986) relacionó el tamaño de la concha con algunas variables del ambiente, tales como precipitación, temperatura y con la densidad poblacional. Estableció que para la mayoría de casos a mayores precipitaciones se presentan conchas más alargadas, lo mismo ocurría con una menor densidad poblacional, en cuanto a temperatura no encontró relación sustentable. El morfotipo “Huánuco” se encuentra sometido a mayores precipitaciones que el morfotipo “San Martín” y morfotipo “Cusco”, además presenta dimensiones intermedias entre estos dos morfotipos. La densidad poblacional fue mayor en San Martín y Huánuco, donde el morfotipo más pequeño se presenta.

Los análisis multivariados realizados (ACP y AFCD) también demuestran la cercana similitud entre el morfotipo “Cusco” y *M. musculus*, lo cual sustentaría el por qué *M. capillaceus* pudo ser confundida con esta especie.

Todo esto podría estar demostrando la presencia de dos entidades taxonómicas; asimismo, hay que tener en cuenta que las diferencias de la concha son bien marcadas, además que existe una gran separación geográfica de estas poblaciones y bien podrían ser consideradas especies distintas.

El caso de *M. separabilis* presenta un panorama menos confuso, ya que el ACP y AFCD demostraron claramente que presentan medidas completamente distintas (Diámetro mayor y Diámetro latera de la concha) de otros *Megalobulimus* presentes en este estudio. Además, las rugosidades en la superficie de la concha y coloración en *M. separabilis* hacen que una rápida observación pueda ser capaz de discriminarla con facilidad de *M. capillaceus* con quien, según Bequaert (1948), guarda mucha similitud.

7.2. Genitalia y su resolución en la discriminación de especies

7.2.1. Características de la genitalia de *M. capillaceus* y *M. separabilis*

El sistema reproductor es el más rico en caracteres pero se encuentra pobremente estudiado en aspectos funcionales (Suvorov, 2002). Pocas son las especies de *Megalobulimus* que han sido caracterizadas en su parte blanca (Baker, 1926; Hylton-Scott, 1939; Leme, 1979; Thomé et al, 1994; Restrepo, 2009). Para Perú, hay dos referencias para *M. maximus* (Rengifo et al., 2003 y Rengifo, 2004), pero se enfoca más en las posibilidades de cultivo que en una descripción detallada de la anatomía de la especie. *M. capillaceus* y *M. separabilis* serían las primeras especies de esta Familia en Perú cuya parte blanda es descrita en detalle.

Estas especies son muy contrastantes en las características de su genitalia. Entre ellas podemos mencionar la presencia y forma de algunas estructuras como el divertículo del oviducto libre en *M. capillaceus* y ausente en *M. separabilis*, la forma externa y las características internas del epífalo de *M. capillaceus* tan contrastantes con *M. separabilis*. Pero también se observaron características en común mencionadas para el género *Megalobulimus* como la espermateca, el saco glandular anexo, el espermioviducto, la bursa espermatólica y el ínfimo atrio genital (Baker, 1926; Hylton-Scott, 1939; Leme, 1979). La espermateca ha recibido amplios estudios en muchas Familias de moluscos terrestres por estar implicada en una forma de selección natural denominada selección sexual postcopulatoria (Bojat et al, 2001; Bojat & Haase, 2002; Bojat et al, 2002; Beese, 2007; Evanno & Madec, 2007; Chase & Darbyson, 2008; Eberhard, 2009).

7.2.2. Diferenciación de *M. capillaceus* y *M. separabilis* en base a la genitalia

Las características de la genitalia femenina aportan en la discriminación debido a que *M. separabilis* no presenta el divertículo del oviducto libre que ha sido descrito para *M. capillaceus*, *M. lorentzianus* (Hylton – Scott, 1939), *M. oblongus* (Baker, 1926; Restrepo, 2009) y *M. abbreviatus* (Thomé et al, 1994), pero que está ausente en *M. lopesi* y *M. ovatus*, las cuales son especies de *Megalobulimus* con peristoma blanco (Leme, 1989).

La genitalia masculina también aporta en la discriminación pues *M. separabilis* presenta un epífalo reducido y sin flagelos, pene angosto basalmente y ancho apicalmente, se distingue bastante de *M. capillaceus* y de otros *Megalobulimus* antes descritos. Además, internamente, el epífalo presenta dos pilásteres separados, un carácter no observado en ningún otro Megalobulimidae, ya que en otras especies, cuya anatomía interna ha sido descrita para esta Familia, estos pilásteres se presentan unidos en sus extremos (Baker, 1926; Hylton – Scott, 1939; Restrepo, 2009). Las diferencias que se presentan en las características internas del epífalo es la razón de las diferencias de forma de sus espermátóforos, éstos son estructuras que almacenan esperma y que son característicos de cada especie (Gómez, 2001)

En cuanto a *M. capillaceus*, guarda gran similitud con *M. lorentzianus*, *M. oblongus* y *M. abbreviatus*, pero se le puede diferenciar de estos por el pequeño tamaño del divertículo del oviducto libre y de los flagelos del pene.

7.2.3. Variación intraespecífica de la parte blanda en *M. capillaceus*

El ACP para las medidas del sistema reproductor presentó morfoespacios con superposición. Esto debido a la gran variabilidad en las medidas, incluso dentro de individuos de una misma población (Juan Guerra). Emberton (1989) sostiene que la condición de retracción o extensión del espécimen durante la fijación puede alterar la proporción de los órganos. Martins (1991) destacó la gran variabilidad intrapoblacional en varios órganos de *Oxychilus (Drouetia) atlanticus* y también lo consideró como artefacto debido a la contracción diferencial de los individuos durante la fijación. Aún así, es posible diferenciar al Morfotipo “Cusco” de los otros dos morfotipos en base a las longitudes del pene, vagina, músculo retractor y oviducto libre. El AFCD diferenció las poblaciones por morfotipos, permitió visualizar que el morfotipo “Cusco” se diferencia de los demás por presentar pene, vagina, espermioviducto y un saco glandular anexo más pequeños.

Considerando la forma del pene, las características de su superficie interna y las proporciones del epífalo, oviducto libre y vagina, es posible diferenciar dos grupos, los morfotipos “San Martín” y “Huánuco” del morfotipo “Cusco”. Los morfotipos “San Martín” y “Huánuco” presentan un pene con forma cilíndrica e internamente sus pilásteres se anastomosan al finalizar el primer tercio y su distribución tiene apariencia enmarañada, además presentan un epífalo proporcionalmente más pequeño y un

oviducto libre más corto en relación a la vagina. Por el contrario, los individuos de Cusco presentan un pene con forma de garrote y una superficie interna con pilásteres que se dividen a partir del primer tercio del pene y cuya distribución es casi paralela, además tienen un epífalo proporcionalmente más grande y un oviducto libre más largo en relación a la vagina. Cabe mencionar que este es el primer estudio comparativo entre las características de la superficie interna de la genitalia entre poblaciones de *Megalobulimus*. Existen descripciones sobre las características de la superficie interna de la genitalia (pene, epífalo, vagina y oviducto libre) para otros *Megalobulimus* pero se basan sólo en la descripción de un individuo (Baker, 1926; Hylton – Scott, 1939 y Restrepo, 2009).

Pizá & Cazzaniga (2010) emplearon la forma del pene y su superficie interna, los cuales junto con caracteres conchológicos, les sirvieron para diferenciar entre dos subespecies de *Plagiodontes daedaleus* y encontrar diferencias que sustenten el hecho de elevar al nivel de especie a una de estas subespecies.

Estos detalles de la genitalia masculina soportan mejor la idea de la presencia de especies distintas entre los morfotipos de “San Martín” y “Huánuco” frente al morfotipo de Cusco.

7.2.4. Complejo de la espermateca – Bolsa de Fertilización

Según Ruppert y Barnes (1995), la espermateca se define como una cámara del sistema reproductor femenino para la recepción y almacenamiento del esperma. La espermateca resulta bastante estudiada en cuanto a su estructura y función. Se ha descrito en detalle para algunos Helicidae, entre ellos *Cornu aspersum* (Chase & Darbyson, 2008), *Arianta arbostorum* (Bojat *et al.*, 2001; Bojat & Haase, 2002) y *Bradybaena fruticum* (Bojat *et al.*, 2002), donde mencionan las redes musculares y el epitelio ciliado que lo conforman.

Existe una cuestión acerca de la identidad de la espermateca en *Megalobulimus*. En la genitalia de *M. capillaceus*, *M. separabilis* y de otros *Megalobulimus* antes descritos, el extremo distal del conducto hermafrodita se dilata formando una “estructura esférica”, la cual se adosa en la base de un “órgano piriforme” y grande; ambas estructuras confluyen en un solo conducto el cual deriva hacia el espermioviducto.

En *Megalobulimus*, estas dos estructuras han recibido múltiples nominaciones, por ejemplo, Hylton- Scott (1939), Leme (1973) y Thome *et al.* (1994) lo denominan “talon del saco glandular anexo” a la “estructura esférica” y saco glandular anexo al “órgano piriforme”. Restrepo (2009) menciona al talón como la región distal del conducto hermafrodita, además menciona al “órgano piriforme”, al cual denomina de saco de fertilización. En *Strophocheilus miersi*, una especie cuya Familia es cercana filogenéticamente a Megalobulimidae, Pena *et al.* (2004) denominaron al “órgano periforme” como complejo de fecundación.

En base a lo observado en *M. capillaceus* y *M. separabilis*, se considerará que la “estructura esférica”, la cual contiene dos cámaras separadas, es el CEBF o talón. Una de estas cámaras al ser muy plegada podría ser la espermateca ya que al tener una superficie plegada facilitaría el almacenamiento del aloesperma y por sus paredes musculosas tal y cual se ha descrito para otras especies. En cuanto a la segunda cámara, la que tiene conexión directa al conducto hermafrodita, se considerará como la bolsa de fertilización, es decir, el lugar donde ocurre la fecundación.

En cuanto al “órgano piriforme”, por las características de su superficie interna (de textura suave y aspecto enmarañado) y por no tener comunicación con el conducto hermafrodita, se mantendrá su denominación de saco glandular anexo, tal y como se ha desarrollado en la descripción realizada para las dos especies. Para tener la completa certeza de la identidad de estas estructuras, un estudio histológico sería imprescindible.

Beese (2007) realizó un estudio de la complejidad y evolución del Complejo de la espermateca – Bolsa de fecundación (CEBF) a nivel de varias Familias (Helicidae, Orthalicidae, Clausilidae, etc.), sin incluir Megalobulimidae. Definió cuatro formas de CEBF en base a su complejidad. La primera forma definida como una sola curvatura, la segunda como una bolsa de fertilización y ausencia de espermateca, la tercera es una bolsa de fertilización acompañada de una espermateca tubular y la cuarta es una bolsa de fertilización acompañada de una espermateca con una pared altamente estructurada o con múltiples túbulos. En base a su análisis filogenético concluyó que la espermateca se ha originado más de una vez en el talón y que también se perdió secundariamente en múltiples ocasiones. *M. capillaceus* y *M. separabilis* encajarían en el cuarto modelo o forma de CEBF descrito por Beese. Tratando de inferir la posición de estos *Megalobulimus* dentro de la filogenia obtenida por Beese, estos resultarían próximos a Orthalicidae (espermateca con múltiples túbulos) y Succineidae

(espermateca con dos túbulos) lo cual es congruente con la Filogenia Molecular de Wade *et al.* (2006) en la cual Megalobulimidae, Orthalicidae y Succineidae conformaban un grupo no resuelto.

7.3. Divertículo interno del oviducto libre en *Megalobulimus separabilis*

Un carácter muy resaltante descrito para *Megalobulimus capillaceus* y otros *Megalobulimus* de peristoma rojo antes escritos (*M. lorentzianus*, *M. oblongus* y *M. abbreviatus*) es la presencia del divertículo del oviducto libre. Dicho divertículo corresponde a una protuberancia redondeada a manera de bulbo al exterior del oviducto libre. La genitalia de *M. separabilis* no presenta dicha protuberancia. La superficie externa del oviducto libre de esa especie se mantiene uniforme y no presenta rastro alguno del divertículo. Contrario a esto es la organización interna de su oviducto libre donde claramente se presenta una pequeña concavidad a la misma altura de donde se ubica el divertículo. Esta concavidad o divertículo interno podría ser un carácter homólogo al divertículo externo, presente en otros *Megalobulimus* con peristoma rojo, y cuyo estado del carácter sería incierto, pues podría corresponder a un estado ancestral (es decir la formación del divertículo) o un carácter derivado (la reducción de este). Para poder determinar el estado de este carácter es necesario establecer comparaciones con especies cercanamente relacionadas. Queda aún incierta la posible función de esta estructura.

7.4. Parámetros alométricos

Gould (1966; 1971) afirmó que en ambientes constantes, los parámetros alométricos estarían sujetos a selección natural. El significado biológico de la constante “b”, que es la pendiente de la curva, muestra la tendencia de crecimiento que sigue una especie.

Gayon (2000) realizó una revisión acerca de los conceptos en alometría y menciona que la constante “a” tendría un significado biológico, más allá de ser considerado el valor de la variable dependiente (y) cuando la variable independiente (x) es cero. Entre sus afirmaciones menciona que la diferencia de la constante “a” en diferentes especies se puede deber a diferencias a nivel ontogénico.

De la gráfica de relaciones alométricas para los morfotipos “San Martín” y “Cusco” de *M. capillaceus*, se observa que las curvas no se cortan entre sí (Figura 29). La constante “b” para el morfotipo de San Martín (0.746) presenta un valor menor con respecto al morfotipo de Cusco (0.788), lo cual indica que el primer morfotipo presente una concha más ensanchada. En tanto que, es el valor de la constante “a” para el morfotipo de San Martín (0.290), el cual es mayor que para el morfotipo de Cusco (0.194), el que determina que la recta del morfotipo “San Martín” esté por encima de la recta del morfotipo “Cusco” y con esto presente valores más altos de diámetro mayor de la concha con respecto al morfotipo “Cusco”. Entonces, es clara la diferencia de estos morfotipos, la cual se hace presente desde que el individuo es neonato, como lo demuestra el análisis realizado.

7.5. Distribución alopátrida del complejo de especies *Megalobulimus capillaceus*

La alopatría entre las poblaciones de San Martín – Huánuco con las de Cusco es indiscutible. No se tiene ningún registro de alguna población de *M. capillaceus* en los departamentos ubicados entre el área en que se distribuyen estas poblaciones (Pasco y Junín). Además, es de considerarse la diferencia altitudinal en las que se dan estas poblaciones, de 200 a 800 msnm para San Martín/Huánuco y 1050 a 1200 msnm en Cusco).

7.6. Distribución de *Megalobulimus separabilis*

Casi la totalidad de muestras de *M. separabilis* reportadas en el presente estudio fueron colectadas en dos localidades del mismo tipo de zona de vida y muy próximas en distancia (Ambo y Tomayquichua). La excepción corresponde a una conchilla colectada en Tingo María, una localidad de un tipo de zona de vida muy diferente (Bosque húmedo Premontano Tropical) a las dos primeras. La presencia de este individuo se puede deber a que fue trasladado de la zona seca de Ambo o Tomayquichua para consumirlo, ya que como se dijo, estas especies son comestibles.

7.7. Estudios moleculares:

Estudios sobre diversidad genética se han desarrollado en la Familia Megalobulimidae (Ramírez *et al* 2009a, 2009b, 2010; Congrains, 2010). Congrains (2010) evaluó la diversidad genética de *M. capillaceus* procedente de San Martín y concluyó que presenta una pobre diversidad genética para dos marcadores moleculares (COI y RNA 16S). Asimismo, Ramírez *et al.* (2009b) evaluaron la diversidad genética de *M. capillaceus*, procedente de San Martín y Cusco, y encontraron una pobre diversidad genética para el marcador COI (Citocromo c oxidasa 1). Estos estudios revelan que no hay diferenciación a nivel de los marcadores moleculares mitocondriales utilizados, tanto dentro de los especímenes del morfotipo de San Martín como entre los morfotipos de San Martín y Cusco. Esto resulta totalmente contrastante frente a los resultados aquí presentados donde se expone una clara diferenciación entre morfotipos a nivel de la concha y genitalia.

Este caso no es ajeno a otras especies, en el caso de Cnidarios y algunas esponjas se observa que existe una muy baja diversidad genética que contrasta con la variabilidad morfológica observada (Duran, Pascual y Turon, 2004; Shearer *et al.*, 2008). Contrastante con esto también cabe notar casos en los cuales existe baja variabilidad a nivel morfológico frente a una gran diversidad genética como es el caso de los gasterópodos pulmonados *Bostryx scalariformis* y *Systrophia helycicloides*, procedentes de Perú. Estas especies presentan nulas variaciones a nivel de sistema reproductor y concha en sus poblaciones, caracteres que contrastan con la alta diversidad genética para el marcador 16S RNA que presentan estas especies (Romero, 2008; 2010).

7.8. Estatus taxonómico:

Las características de la concha siempre han sido las más empleadas a la hora de diferenciar a las especies de moluscos (Bieler, 1992). En el caso de las especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo, es este carácter el que instantáneamente llama la atención. Esta posiblemente sea la razón por la cual existan identificaciones erróneas y sesgadas por dicho carácter, como es el caso del complejo *Megalobulimus capillaceus*, así como la confusión entre *M. capillaceus* y *M. separabilis*.

Luego del detallado análisis morfológico y morfométrico de la concha así como de la parte blanda, podemos indicar que sólo parte de los especímenes descritos como *Megalobulimus capillaceus* (Morfotipo “San Martín” y “Huánuco”) pertenecen verdaderamente a *M. capillaceus*. Por cuestión de orden la revisión taxonómica se iniciará con *M. separabilis*.

7.8.1. *Megalobulimus separabilis* (Fulton, 1903)

Localidad tipo: En la descripción original de *M. separabilis* (Fulton, 1903), no hay mención de una localidad específica en el Perú.

Localidad tipo de *Strophocheilus jenksianus*: Pilsbry (1940) menciona la procedencia de su especie como del “Valle del alto Huallaga” en el Dpto de Huánuco.

La sinonimia para esta especie es la siguiente:

- *Strophocheilus (Borus) separabilis* Fulton 1903 (doubtfully from Perú). Jl. Of Malacology, Vol 10, pt.3, p.100.
- *Strophocheilus jenksianus* Pilsbry, 1940 (Perú, Huánuco, Upper Huallaga Valley). Notulae Naturae (Ac. Nat. Sci. Phila) Nº56, p. 2.
- *Strophocheilus (Megalobulimus) separabilis*, Bequaert, 1948 (Perú: Huánuco; Tomayquichua y Ambo). Bull. Mus. comp. Zool. 1948, Vol. 100 (1), p. 1-210.
- *Megalobulimus separabilis*, Ramírez y Cáceres, 1991 (Perú: Huánuco; Huánuco). *Boletín de Lima*.1991, Vol. (77), p. 67 -74. y Ramírez *et al.* 2003 (Perú: Huánuco). Rev. Biol. Trop. 2003, Vol. 51 (suppl. 3), p. 225 – 284.

Pilsbry, en la descripción de *S. jenksianus*, no incluyó una comparación con la especie descrita por Fulton como *S. (Borus) separabilis*. En sentido a Bequaert no se posible encontrarle diferencias a estas dos especies, motivo por el cual, este autor, sinonimizó a estas especies. De la revisión de la descripción original de *S. jenksianus*, no ha sido posible encontrarle diferencia alguna con *M. separabilis* (o *S. (Borus) separabilis*) por lo que la nominación correcta para el epíteto específico para esta especie corresponde a la establecida por Fulton.

7.8.2. Complejo de especies *Megalobulimus capillaceus*

Las diferencias conchológicas, del sistema reproductor, de la superficie interna del estómago, de la glándula pedal, así como del complejo paleal serían pruebas consistentes de que la identidad de *Megalobulimus capillaceus* se restringiría a los morfotipos procedentes de los departamentos de San Martín y Huánuco.

7.8.2.1. *Megalobulimus capillaceus sensu Pfeiffer, 1855*

Localidad tipo: “Bancos del río Solimoes” – alto Amazonas, probablemente al noreste de Perú.

Desde su descripción original en 1855 hasta el presente, *M. capillaceus* (Pfeiffer, 1855) ha pasado por distintas denominaciones, aquí se enumera la sinonimia completa para esta especie:

- *Bulimus capillaceus* Pfeiffer 1855 (“Banks of river Solimoes” – Upper Amazonas, probably in northeastern Perú). Proc. Zool. Soc. London, 1855, p.93.
- *Bulimus (Borus) capillaceus* Pfeiffer, 1855 (Perú: Meobamba = Moyobamba). Malak. Blastt., 2 1855, p. 147
- *Bulimus (Borus) oblongus var. capillaceus*, v. Martens, 1876 (Perú: Moyobamba, al NE, 870 m.). Novit. Conchol. Abt. I, 5, pts. 50-51, p 19.
- *Bulimus oblongus var. capillacea*, E.A. Smith, 1894 (Perú: Yurimaguas). Proc. Mal. Soc. London, 1, pt.3, p.137.
- *Strophocheilus (Borus) capillaceus* Pilsbry, 1895 (Perú: “Miobamba” = Moyobamba) - Manual of Conchology, (2), 10, p.31; Pl.14, fig. 69.
- *Bulimus rosaceus* Morelet ,1863 (Perú, Huánuco) - Séries Conchyl., 3, p.170..
- *Strophocheilus (Megalobulimus) capillaceus*, Bequaert 1948 (en parte: Perú: Moyobamba - Ambo). Bull. Mus. comp. Zool. 1948, Vol. 100 (1), p. 1-210.

- *Megalobulimus capillaceus*, Ramírez y Cáceres, 1991 (Perú: San Martín) - . *Boletín de Lima*.1991, Vol. (77), p. 67 -74; Ramírez *et al.* 2003 (Perú: San Martín). *Rev. Biol. Trop.* 2003, Vol. 51 (suppl. 3), p. 225 – 284; Ramírez *et al.* 2009b (en parte: Perú; San Martín) En: VII Congreso Peruano de Genética. Cusco – Perú, 14 - 16 Octubre 2009.

7.8.2.2. *Megalobulimus sp. nov.*

Desde su primer reporte por Dall en 1912 para la localidad de Quillabamba (antes Santa Ana) fue considerada como *M. capillaceus*, pero las pruebas aquí presentadas demuestran su validez como especie nueva. A continuación se enumera la sinonimia completa:

- *Borus capillaceus*, Dall, 1912 (Perú: Santa Ana, Valle del Urubamba). *Smithson. Miscell. Coll.*, 59, Nº. 14, p.2
- *Strophocheilus (Megalobulimus) capillaceus* Bequaert, (1948, en parte: Perú: Cerca de Quillabamba (Antes Santa Ana), Rio Urubamba). *Bull. Mus. comp. Zool.* 1948, Vol. 100 (1), p. 1-210.
- *Strophocheilus (Megalobulimus) capitallaceus*, (*sic* Florez) Florez ,1970. (Perú: Cusco). *Publicaciones del Departamento Académico de Zoología y Entomología.* 1970.Nº1. Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco.
- *Megalobulimus capillaceus*, Ramírez *et al.* 2009b (en parte: Perú; Cusco). En: VII Congreso Peruano de Genética. Cusco – Perú, 14 - 16 Octubre 2009.

Existe un registro dentro de la colección del Florida Museum of Natural History (FLMNH) de una especie denominada *Megalobulimus anae* (Pilsbry) cuyo código de colección es 203086 y que fue colectada en Santa Ana, Valle del Urubamba, Cusco. No existe mención de esta especie en la monografía de Bequaert (1948) ni en la lista de nombres de taxa dados por Pilsbry y revisados por Clench & Turner (1962). Además, cabe destacar que “Santa Ana” es el nombre anterior que tuvo la localidad de Quillabamba en la provincia de La Convención, Cusco. Tras la revisión de la concha de *Megalobulimus anae*, se ratifica que solo existen tres especies con peristoma rojo

para Perú, pues esta especie presenta peristoma blanco y cuya verdadera identidad posiblemente corresponda a *M. leucostoma*.

7.9. Importancia comercial de los *Megalobulimus* con peristoma rojo en el Perú

El problema de discriminar especies cercanamente relacionadas no es solamente de interés académico, ya que en las especies de importancia comercial se hace necesaria por la distinta valoración de cada una. Dicho caso se ha presentado para algunos Helicidos europeos como *Helix pomatia* Linné 1758 y *H. lucorum* Linné 1758. Fue necesaria una discriminación a nivel de genitalia para poder obtener caracteres de diagnóstico que pudieran distinguirlas correctamente entre sí, ya que estas especies alcanzan precios distintos en el mercado europeo (Van Osselaer y Tursch, 2000)

Megalobulimus capillaceus ha demostrado ser una especie con un valor nutricional similar a las especies de moluscos terrestres de gran demanda en el mercado europeo, además podría ser utilizada con fines de crianza por su fácil adaptación a ambientes disturbados (Ramírez y Cáceres, 1991). En tanto que *M. separabilis* podría tener propiedades similares a *M. capillaceus*.

Se han establecido parámetros para el cultivo de *M. maximus* (Rengifo *et al.*, 2003). Estos datos podrían ser extrapolados al cultivo de *M. capillaceus* para fomentar su crianza para contrarrestar los efectos de la sobreexplotación por colecta. También es de considerar la creciente amenaza de deforestación y pérdida de hábitat en San Martín, tal como resalta García – Villacorta (2009), que afecta directamente a esta especie, caso que es compartido por las localidades de Tingo María en Huánuco y Quillabamba en Cusco (Borda obser. per.).

Por último, conocer la verdadera identidad de estas especies así como su aprovechamiento sustentable, mejora su carta de presentación frente al mercado internacional.

8. Conclusiones:

- Para Perú se han reportado dos especies de *Megalobulimus* con peristoma rojo, *Megalobulimus capillaceus* y *Megalobulimus separabilis*. Aquí se demuestra la presencia de tres especies con peristoma rojo, ya que *M. capillaceus* incluía a otra que no había sido discriminada correctamente. Ésta se considera ahora como *Megalobulimus sp. nov.*
- Dentro de los tres morfotipos descritos como *M. capillaceus*, el morfotipo “Cusco” se distingue claramente de los demás por presentar una concha más elongada, un pene en forma de garrote, un epífalo más largo y un oviducto libre más alargado en relación a los morfotipos “San Martín” y “Huánuco”, por lo que se le da la denominación de *Megalobulimus sp. nov.*
- En el Perú, *M. capillaceus* tiene una distribución restringida a los departamentos de San Martín y Huánuco, *M. separabilis* se restringe al departamento de Huánuco. En tanto que *Megalobulimus sp. nov.* se restringe al departamento de Cusco, no se descarta su presencia en Bolivia.
- *Megalobulimus capillaceus* habita un ambiente húmedo, presenta una concha más ancha, divertículo externo del oviducto libre y un epífalo prominente en tanto que *Megalobulimus separabilis* ocupa un hábitat seco, su concha es elongada, no presenta divertículo externo del oviducto y su epífalo es reducido.
- Es posible que *M. capillaceus* sea endémica de Perú debido a que los especímenes reportados como *M. capillaceus* para otros países y custodiados en museos, difieren mucho del topotipo de Moyobamba.

9. Recomendaciones:

La homología entre algunas estructuras de la genitalia de *M. capillaceus* y *M. separabilis*, como la espermateca y la cámara de fecundación, y otras especies aún es incierta, por lo que se recomienda realizar estudios histológicos sobre dichas estructuras.

Sacrificar a los especímenes bajo los mismos criterios de fijación para facilitar su disección y evitar el mayor número de artefactos en la parte blanda producidos por la contracción del individuo.

Es de vital importancia establecer medidas de protección para el hábitat de estas especies, ya que se encuentra muy impactado, lo que conllevaría a una posible desaparición de especies de gran importancia económica y ecológica.

10. Referencias:

- BAKER, H. B. The Mollusca collected by the University of Michigan – Williamson Expedition in Venezuela. Part IV. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan. 1926, Vol. 167, p. 1 – 49.
- BARKER, G. M. Gastropods on land: Phylogeny, diversity and adaptative morphology: In: Barker, G. M. (Ed.), the biology of terrestrial mollusks. 2001, CABI Publishing New York. p.1 – 146.
- BEAMONT, A. y CASSIER, P. Travaux pratiques de Biologie animale. 1970. DUNOD. 480p.
- BEESE, K. Evolution of male and female reproductive traits in simultaneously hermaphroditic terrestrial gastropods. Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie, Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Basel, Friedrichroda, Deutschland. 2007.
- BEQUAERT, J. C. Monograph of the Strophocheilidae, a Neotropical family of terrestrial mollusks. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. 1948, Vol. 100 (1), p. 1-210.
- BIELER, R. Gastropod phylogeny and systematic. Annual Review of Ecology and Systematics. 1992, Vol 23, p. 311-338.
- BONFATTI, I. D. Histologia do tubo digestivo de *Megalobulimus* (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora, Megalobulimidae). Boletim do Instituto de Ciencias Biologicas e Geociencias, Juiz de Fora. 1980, Vol. 28, p. 1-59,
- BOJAT, N. y HAASE, M. Sperm storage in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. Journal of Zoology (Lond.). 2002, Vol. 258, p. 497 – 503.
- BOJAT, N., DURRENBERGER, M. y HAASE, M. The spermatheca in the land snail, *Arianta arbustorum* (Pulmonata: Stylommatophora): muscle system and potential role in sexual selection. Invertebrate Biology. 2001, Vol. 120, p. 217-226.

- BOJAT, N., SUADER, U. y HAASE, M. Functional anatomy of the sperm storage organs in Pulmonata: the simple spermatheca of *Bradybaena fruticum* (Gastropoda, Stylommatophora). *Zoomorphology* . 2002, Vol. 121, p. 243 -255.
- BURCH, J. How to know the Eastern land snails. 1962. WM. C. Brown Company Publishers. 214 p.
- CAMPOVERDE, L. Posibilidades de manejo del caracol terrestre *Megalobulimus maximus* como recurso proteínico en San Martín. Tesis para optar el grado de magíster Scientiae. Lima – Perú. 1992.
- CARDONA, G; PEÑA-VENEGAS, C. & RUIZ-GARCÍA, M. Comunidades de hongos actinomicetos en tres tipos de vegetación de la Amazonia colombiana: abundancia, morfotipos y el gen 16s ADNr. *Revista de Biología Tropical*. 2009, Vol. 57 (4): 1119-1139.
- CEBALLOS, G. y GARCIA, A. Conserving Neotropical biodiversity: the role of dry forest in western Mexico. *Conservation Biology*. 2008, Vol. 9 N°6, p. 1349 – 1356.
- CHASE, R. & DARBYSON, E. Differential survival of allosperm by location within the female stogare organ of the snail *Cornu aspersum*. *Canadian Journal of Zoology*. 2008, Vol. 86, p.1244- 1251.
- CLENCH, W. y TURNER, R. New Names Introduced by H.A. Pilsbry in the Mollusca and Crustacea: Special Pub. 4 of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1962, 218pp.
- COCKERELL, T. D. A. *Borus Lorentzianus* Doering. *The Nautilus*. 1926. Vol. 39 (3): p. 77–78.
- CONGRAINS CASTILLO, Carlos. “Ayudando a descifrar el enigma taxonómico, el código de barras de ADN de *Megalobulimus* spp. (Mollusca, Gastropoda) del Departamento de San Martín – Perú”. Asesor: Rina Ramírez. Título profesional. UNMSM, EAP. Genética y Biotecnología. Lima, 2010.

- CUELLAR, L.; PÉREZ-GARCÍA, T.; FONTANILLAS, J.C. y SOTILLO, J.L. Estadísticos reproductivos de *Helix aspersa*, L. var. *maxima* en ambiente controlado. Anales de Veterinaria de Murcia 1987, 3: 99 - 102.
- DAHL, C., NOVOTNY, V., MORAVEC, J. y RICHARDS, S. Beta diversity of frogs in the forests of New Guinea, Amazonia and Europe: contrasting tropical and temperate communities. Journal of Biogeography. 2009. Vol. 36, p. 896–904.
- DAYRAT, B. y TILLIER, S. Evolutionary relationships of euthyneuran gastropods (Mollusca): a cladistic re-evaluation of morphological characters. Zoological Journal of the Linnean Society. 2002. Vol. 135, p. 403 – 470.
- DONELLI, D. C., ZANCAN, d. M., FACCIONI-HEUSER, M. C. y ACHAVAL, M., Localization of acid phosphatase activity in the central nervous system of the pulmonate snail *Megalobulimus oblongus*. Brazilian Journal of Morphological Sciences. 1998, Vol. 15, p. 73-83.
- DURAN, S., M. PASCUAL y X. TURON. Low levels of genetic variation in mtDNA sequences over the western Mediterranean and Atlantic range of the sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida). Marine Biology. 2004, Vol. 144, Number 1, p. 31-35.
- EBERHARD, W. Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 2009. Vol. 106 suppl. 1
- ELKARMI, A. y ISMAIL, N. Population structure and shell morphometrics of the gastropod *Theodoxus macri* (Neritidae: Prosobranchia) from Azraq Oasis, Jordan. Pakistan Journal Biological Sciences 2006a. Vol.9 (7), p. 549 - 552.
- ELKARMI, A. y ISMAIL, N.. Allometry of gastropod *Melanopsis praemorsa* (Thiaridae: Prosobranchia) from Azraq Oasis, Jordan. Pakistan Journal Biological Sciences .2006b. Vol. 9 (7), p. 1359 – 1363.
- EMBERTON, K. C. Retraction/extension and measurement error in a land snail: Effects on systematic characters. Malacologia.1989. Vol. 31, p. 157 – 173.

- EMBERTON, K. C.. When shells do not tell: 145 million years of evolution in North America's polygyrid land snails, with a revisión and conservation priorities. *Malacologia*. 1995. Vol. 37, p. 69 – 110.
- ENGEL, F. Las lomas de Iguanil y el Complejo de Haldas. Universidad Nacional Agraria. Lima – Perú. 1970. 58 p.
- EVANNO, G. y MADEC, L. Variation morphologique de la spermathèque chez l'escargot terrestre *Cantareus aspersus*. *Comptes Rendus Biologies* 2007. Vol. 330, p. 722-727
- FACCIONI-HEUSER, M. C. Aspectos histofisiológicos da musculatura e do plexo pedioso do caracol pulmonado *Megalobulimus oblongus*. Doctoral thesis, Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. 1999.
- FACCIONI-HEUSER, M. C., ZANCAN, D. M., LOPES, C. y ACHAVAL, M. The pedal muscle of the land snail *Megalobulimus oblongus* (Gastropoda, Pulmonata): an ultrastructural approach. *Acta Zoologica*. 1999. Vol 80, p. 325-337.
- FLOREZ B., A. Moluscos de interés económico del Oriente Cusqueño (Familia Acauidae). Publicaciones del Departamento Académico de Zoología y Entomología. 1970.Nº1. Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco, p. 27 – 31, Lam. 1.
- FULTON, H.C. Figures and descriptions of supposed new species and varieties of Enea, *Macrochlamys*, *Cochlostyla*, *Strophocheilus* (*Borus*), *Odontostomus* (*Moricandia*), *Leptopoma*, *Cataulus*, *Coptocheilus*, and *Trophidophora*. *Journal of Malacology*, London, 1903, Vol.10: 99-103, pl. 9.
- GARCÍA-VILLACORTA, R. Diversidad, composición y estructura de un hábitat altamente amenazado: los bosques estacionalmente secos de Tarapoto, Perú. *Revista peruana de Biología*. 2009, Vol.16 (1), p. 081- 092.
- GAYON, J. History of the concept of Allometry. *American Zoologist*. 2000, Vol. 40, p. 748–758.

- GOMES, S. R. Filogenia morfológica de Veronicellidae, filogenia molecular de *Phyllocaulis colossi* e descrição de uma nova espécie para a família (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biología Animal, Instituto de Biociências da Universidad Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial á obtenção do titulo de Doctor em Biología Animal. Porto Alegre. 2007.
- GÓMEZ, B. J. Structure and Funtioning of the Reproductive System: In: Barker, G. M. (Ed.), The biology of terrestrial mollusks, CABI Publishing New York. 307 – 330. 2001.
- GOODHART, C. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). Journal of Animal Ecology, 1962. Oxford, n. 31, p. 207-237
- GOODFRIEND, G. Variation in land snail shell form and size and its causes: A review. Systematic Zoology. 1986, Vol. 35 (2), p. 204 – 223.
- GOULD, S. J. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. Biological Reviews. 1966a, Vol 41, p. 587-640.
- GOULD, S. J. Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda; the influence of the size upon shape. Journal of Paleontology. 1966b, Vol 40, p. 1131-1141.
- GOULD, S. J. Geometric similarity in allometric growth: A contribution to the problem of scaling in the evolution of size. American Naturalist. 1971, Vol. 105, p. 113 – 136.
- HYLTON–SCOTT, M. L.. Estudio anatómico de *Borus* “*Strophocheilus lorentzianus*” (Doer). *Mol. pulm. Rev.* N. S. I. 1939, Vol. 7, p. 217-278.
- HOLLANDER, J.; C. DEAN y JOHANNSSON A. K. Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail. Evolution. 2007, Vol. 60 Issue 12, p. 2490 – 2497.
- HORN, A. C. M., ACHAVAL, M. y ZANGAN, D. M. The annual reproductive cycle of the snail *Megalobulimus abbreviatus* (Bequaert, 1948) (Gastropoda, Pulmonata). Brazilian Journal of Biology. 2005, Vol. 65(3), p. 459-467.

- KEMP, P. y BERTNESS, M. D. Snail shape and growth rates: Evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 1984, Vol. 81, p. 811- 813.
- KOOL, S. P. Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda: Muricidae). Malacologia.1993, Vol. 35. p. 155-259.
- LEME, J. L. M. Duas novas espécies de *Strophocheilus* do Brasil (Mollusca, Gastropoda). Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo. 1964, Vol. 16, art. 10, p. 97- 110
- LEME, J. L. M. Anatomy and systematics of the Neotropical Strophocheiloidea (Gastropoda, Pulmonata) with the description of a new family. Arquivos de Zoologia, São Paulo. 1973, Vol. 23 (5), p. 295 – 337.
- LEME, J. L. M. *Megalobulimus lopesi* sp.n., uma nova espécie de Pulmonata terrestre da mata atlântica Brasileira (Mollusca, Gastropoda, Megalobulimidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 1989, Vol. 84 (supl. 4), p. 313-318.
- LEME, J. L. M.; R. L. CASTRO y L. F. INDRUSIAK. Contribuição anatômica e histológica para o conhecimento de *Marinaba antoniensis* (Morretes, 1952) (Gastropoda, Strophocheilidae). Papéis Avulsos de Zoología, São Paulo, 1979, Vol. 32 (14), p. 183 – 191.
- MARTINS, A. M. F. Comparative anatomy of populations of *Oxychilus (Drouetia) atlanticus* (Moleret et Drouet, 1857) (Pulmonata: Zonitidae) from Sao Miguel Island, Azores. Proc. Tenth. Intern. Malacol. Congr. 1991, p. 571 – 575.
- MORELET, A. Séries conchyliologiques comprenant l'énumération de Mollusques terrestres et fluviátiles. III PEROU. 1863. 221p.
- PENA, M; SALGADO, N. C. y COELHO, A. C. S. Recharacterization of *Strophocheilus miersi* Da Costa (Mollusca, Pulmonata, Strophocheilidae). Revista Brasileira de Zoología. 2004. Vol 21 (1), p. 45 – 50.

- PILSBRY, H. Land Shell from Huánuco, Perú. *Notulae Naturae (Ac. Nat. Sci. Phila.)*. 1940, N°56, p. 1 – 5.
- PFEIFFER, L. Descriptions of Forty – seven – news species of Helicea, from collections of H. Cumings . *Proceedings Zoological Society of London*. 1855, p. 91 – 101.
- PIZÁ, J.y CAZZANIGA, N. Allopatry and anatomical distinctiveness of two puzzling land snails in Genus *Plagiodontes*, from Argentina (Gastropoda: Orthalicidae, Odontostominae). *Malacologia* . 2010, Vol. 53 (1), p. 1- 24
- RAMÍREZ, R. Biodiversidad, Morfología y Distribución de la Familia Megalobulimidae (Mollusca, Gastropoda) en el Perú. Museo de Historia Natural UNMSM. 1998.
- RAMÍREZ, R., BORDA, V. y CHIRINOS, J. “Variabilidad de la concha en *Megalobulimus huascari* (Mollusca, Gastropoda)”. En: XIX Reunión científica ICBAR, UNMSM. Lima, Perú. 26 -27 de Agosto de 2010, p. 100.
- RAMÍREZ, R.; BORDA, V.; CONGRAINS, C. CHIRINOS, J.; FERNÁNDEZ D.; QUISPE, M.; ROMERO, P.; CALDERÓN, C.; MEDINA, N.; ZARRIA, J. Y RAMÍREZ, P. “Diferenciación morfológica y Molecular en cuatro especies comerciales de *Megalobulimus* (Mollusca: Gastropoda)”. En: XVIII Reunión científica ICBAR, UNMSM. Lima – Perú, 19-21 agosto 2009a, p.31.
- RAMÍREZ, R. y CÁCERES, S. Caracoles terrestres (Mollusca, Gastropoda) comestibles en el Perú. *Boletín de Lima*.1991, Vol. (77), p. 67 -74.
- RAMÍREZ, R.; CONGRAINS, C.; CHIRINOS, J. y V. BORDA. “Variantes genéticas y morfológicas en caracoles comestibles de la amazonía peruana”. En: VII Congreso Peruano de Genética. Cusco – Perú, 14 - 16 Octubre 2009b, p.97.
- RAMÍREZ, R.; PAREDES, C. y ARENAS, J. Moluscos del Perú. *Revista de Biología Tropical*. 2003, Vol. 51 (suppl. 3), p. 225 – 284.
- RAVINES, R. Alimentos indígenas: Los Churos. *Boletín de Lima*. 1991, Vol. 76, p. 25 – 28.

- RENGIFO, A., PADILLA, P. y MORI L. Caracterización morfológica del “congompe” *Megalobulimus maximus* (Sowerby, 1825) y posibilidades de su cultivo, Iquitos – Perú. Memorias: Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamérica. 2003, p. 269 – 275.
- RENGIFO, A. Caracterización morfológica del “congompe” *Megalobulimus maximus* (Sowerby, 1825) y posibilidades de su cultivo, Iquitos – Perú. Tesis para optar el Título profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de la Amazonia Peruana, Iquitos, Perú. 2004, 68pp.
- RESTREPO, M. Descripción morfológica de *Megalobulimus* sp. (Müller, 1774) (Mollusca: Gastropoda: Megalobulimidae) NORCASIA, CALDAS, COLOMBIA. Tesis de Grado para optar el título de Biólogo. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Medellín. 2009. 61 pp.
- REYES, C. A. O. Caracterización de algunos aspectos biológicos básicos del caracol de tierra *Helix aspersa* (Mollusca: Gastropoda: Stylommatophora) en la IV región de Chile. Biociencias, Porto Alegre, 2005. Vol 13 , n. 2 , p 177 – 192.
- ROLLO, C. A quantitative analysis of food consumption for the terrestrial mollusca: allometry, food hydration and temperature. Malacologia, Michigan. 1988., n. 28, p. 41-51.
- ROMERO CONDORI, Pedro. “Diversidad y estructura genética de *Bostryx scalariformis* (Mollusca, Gastropoda) en base a polimorfismos del gen mitocondrial 16S rRNA”. Asesor: Rina Ramírez. Título profesional. UNMSM, EAP. Ciencias Biológicas. Lima, 2008.
- ROMERO CONDORI, Pedro. “Filogeografía de *Systrophia helicycloides*: El reflejo de la dinámica del bosque lluvioso tropical en los genes 16S rRNA y COI de moluscos terrestres”. Asesor: Rina Ramírez. Grado de Magister. UNMSM, UPG. Ciencias Biológicas. Lima, 2010.
- RUPPERT, E. y BARNES, R. Zoología de los Invertebrados. Sexta Edición. 1995. McGRAW – HILL Interamericana. 1113 pp.

- SANTOS, P., GEHLEN, G., FACCIONI-HEUSER, M. C., ZANCAN, D. M. y ACHAVAL, M. Distribution of glial cells in the central nervous system of the pulmonate snail *Megalobulimus oblongus* identified by means of a glial fibrillary acidic protein marker. *Acta Zoologica*. 2002, Vol. 83: 345-351.
- ŠATKAUSKIENĖ, I. Morphological and anatomical characteristics of *Oxyloma sarsi* (Esmark, 1886) (Gastropoda: Stylommatophora: Succineidae). *Acta Zoológica Lituanica*, 2007, Vol. 17, numero 4, p. 333 – 340.
- SCHANDER, C. y SUNDBERG, P. 2001. Useful characters in Gastropod Phylogeny: Soft Information or Hard Facts?. *Systematic Biology*. 2001, Vol 50 (1), p. 136 – 141.
- SCHILEYKO, A. A.. Treatise on Recent terrestrial pulmonate molluscs, Part 4. Draparnaudiidae, Caryodidae, Macrocyclidae, Acavidae, Clavatoridae, Dorcasiidae, Sculptariidae, Corillidae, Plectopylidae, Megalobulimulidae, Strophocheilidae, Cerionidae, Achatinidae, Subulinidae, Glessulidae, Micractaeonidae, Ferussaciidae. *Ruthenica*. 1999, *Supplement*. 2:[i-ii] p. 437–564.
- SEMPER, C. y SIMROTH, H. Reisen in Archipel der Philippinen, pt 2, vol3. 1894. 594pp.
- SHEARER, T., VAN OPPEN, M., ROMANO, L. y WORHEIDE, G. Slow mitochondrial DNA sequence evolution in the Anthozoa (Cnidaria). *Molecular Ecology*. 2008, Vol. 11, Issue 12, p. 2475–2487
- SUVOROV, N. A.. Prospects for Studies of Morphological Variability of Land Pulmonate Snails. *Biology Bulletin*. 2002, Vol. 29, Number 5, p. 455-467.
- THOMÉ J. W., QUILLFELDT, A. N., OSORIO, M. T., CAMPOS P. T. y SCHNEIDER, V. I. Manual de aulas práticas de zoologia: estudo morfo-anatômico de um Molusco Gastrópode Mesuretra. EDIPUCRS – Serie Zoologia. 1994, 32 p.
- TIMM, N. H. Applied Multivariate Analysis. Springer – Verlag New York. 2002. 693pp.

- TUNDISI, JG. Y MATSUMURA-TUNDISI, T. Biodiversity in the neotropics: ecological, economic, and social values. Brazilian Journal of Biology. 2008, Vol. 68(4, Suppl.), p. 913-915
- VAN OSSELAER, C. y TURSCH, B. Variability of the genital system of *Helix pomatia* L., 1758 and *H. lucorum* L., 1758 (Gastropoda: Stylommatophora). Journal of Molluscan Studies. 2000, Vol. 66, p. 499 – 515.
- WADE C., P. MORDAN, y F. NAGGS. Evolutionary relationships among the Pulmonate land snails and slugs (Pulmonata, Stylommatophora). Biological Journal of the Linnean Society. 2006, Vol. 87(4), p. 593-610.